UNIVERSITY OF TORONTO
3 1761 01531157 4

LIBRARY
FACULTY OF FORESTRY
UNIVERSITY OF TORONTO

Digitized by the Internet Archive
in 2010 with funding from
University of Ottawa

http://www.archive.org/details/anatomieetphysio00belz

ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE

VÉGÉTALES

AUTRES OUVRAGES DE M. Er. BELZUNG

Recherches sur l'ergot du Seigle, 1 vol. in-8°. 1 50

Notions de géologie (*Classes de cinquième*), 1 vol. in-12, avec 117 gravures dans le texte et 1 carte coloriée hors texte, 4e édition, cartonné à l'anglaise 1 50

Cours élémentaire de botanique (*Classes de cinquième*), 1 vol. in-12 avec 564 gravures dans le texte, 2e édition, cartonné à l'anglaise. 2 »

Cours élémentaire de zoologie (*Classes de sixième*), 1 vol. in-12 avec 370 gravures dans le texte, 8e édition, cartonné à l'anglaise . 2 »

Anatomie et physiologie animales (*Classes de philosophie, de mathématiques élémentaires et de premières*), 1 vol. in-8° avec 630 gravures dans le texte, 8e édition augmentée, broché. 6 fr., cartonné à l'anglaise . . . . . 7 »

Notions de paléontologie animale (*Baccalauréats des enseignements classique et moderne, écoles nationales d'agriculture, cours supérieurs de jeunes filles*), 1 vol. in-8° avec 205 gravures dans le texte. . 1 »

Cours élémentaire de géologie, (*à l'usage des canditats aux écoles nationales d'agriculture, et des élèves des écoles normales primaires*), 1 vol. in-12, avec gravures et une carte en couleurs, 3e édition, cartonné à l'anglaise 2 50

ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE
VÉGÉTALES

A L'USAGE

DES ÉTUDIANTS EN SCIENCES NATURELLES DES UNIVERSITÉS,
DES ÉLÈVES A L'INSTITUT AGRONOMIQUE, DES ÉCOLES D'AGRICULTURE, ETC.

PAR

Er. BELZUNG

Professeur agrégé des sciences naturelles au lycée Charlemagne,
Docteur ès sciences.

Avec 1700 gravures dans le texte.

LIBRARY
FACULTY OF FORESTRY
UNIVERSITY OF TORONTO

99283
27/10/09

PARIS

ANCIENNE LIBRAIRIE GERMER BAILLIÈRE ET Cie
FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR
108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

1900

Tous droits réservés.

QK
641
B4

PRÉFACE

En consacrant une série d'années à la préparation de ce volume, je me suis proposé de donner des principales questions d'Anatomie et de Physiologie végétales un exposé conforme à l'état présent de la Science et qui, bien que sommaire en plus d'un point, puisse suffire à l'initiation première du lecteur.

Dans l'étude de la plante phanérogame, qui forme le fond de l'ouvrage, j'ai été amené à séparer entièrement la Morphologie et la Physiologie.

Un premier cycle comprend successivement l'histoire de la cellule, des tissus et des membres, ces derniers considérés à l'état primaire et secondaire ; puis une étude générale de la croissance.

Toute la Partie suivante traite spécialement de la nutrition végétale. Elle renferme un ensemble de données, relatives à la composition, à la digestion et à l'absorption de l'aliment, à la circulation des sèves, à l'assimilation, à la respiration et à la calorification, enfin à la sécrétion. A cet exposé de la vie nutritive de la plante est annexée une étude générale de la symbiose.

Les mouvements et l'irritabilité des végétaux forment aussi l'objet d'une Partie spéciale.

Quant à l'étude de la reproduction, du développement et de la fructification, elle a été mise au point, notamment en ce qui concerne la naissance des gamètes et l'homologie de ces éléments générateurs des Phanérogames avec ceux des plantes cryptogames.

Dans la Partie cryptogamique, il est surtout insisté sur les modes de reproduction et de développement, en vue des comparaisons, qui demandent tout naturellement à être faites, avec les plantes phanérogames. Les Bactériacées et les Fermentations y sont l'objet d'un développement spécial.

Enfin, un aperçu des Caractères généraux des végétaux et des animaux termine l'ouvrage.

Ce volume n'étant pas un Traité, mais simplement, dans ma pensée, un livre d'étude, dans lequel le lecteur soit à même de trouver un fonds de connaissances, qui lui permette d'aborder avec fruit les ouvrages plus complets et surtout les travaux spéciaux, je me suis abstenu d'ajouter aux Chapitres les indications bibliographiques, relatives aux Mémoires auxquels j'ai dû avoir recours ; mais les figures empruntées à ces travaux originaux sont toujours accompagnées de leur nom d'auteur.

Au cours de la préparation de ce volume, j'ai pu, en toute liberté, consulter les périodiques français et étrangers du laboratoire d'Organographie et Physiologie du Muséum d'histoire naturelle, où je travaille depuis maintenant bientôt vingt ans. Ce m'est donc une nouvelle occasion d'exprimer à M. Van Tieghem, directeur de ce laboratoire, mes sentiments reconnaissants.

Quant aux figures nouvelles, qui n'ont pas été épargnées, elles ont été en grande majorité exécutées,

d'après nature ou d'après les mémoires originaux, par M. A.-L. Clément, dessinateur, et par M. E. Bonard, préparateur au Muséum. Je prie ces deux collaborateurs, qui ont bien voulu mettre leur talent au service de ce livre, de recevoir ici mes vifs remerciements.

Au reste, je ne me suis fait aucune illusion sur les difficultés d'un travail de ce genre, même limité au cadre général qui vient d'être dit ; j'ai seulement apporté à l'accomplissement d'un livre que je crois utile l'effort dont je suis capable.

Er. B.

ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE

VÉGÉTALES

DÉFINITION DE LA SCIENCE DES PLANTES

La *Botanique* ou *Phytologie* comprend trois grandes branches, qu'il est nécessaire de définir tout d'abord : la *Morphologie*, la *Physiologie* et la *Taxonomie*.

I. — La *Morphologie* est la science des formes végétales. Elle se subdivise elle-même en deux autres branches, savoir : la *Morphologie externe* ou Morphologie proprement dite, spécialement consacrée à l'étude de la conformation extérieure du corps, et la *Morphologie interne*, science de la *structure* ou organisation intérieure.

La Morphologie interne est connue encore sous les noms d'*Anatomie* et d'*Histologie* ; la première de ces désignations s'applique d'ordinaire à l'étude des diverses *régions* de la structure (écorce, bois, ...) : la seconde, à la connaissance détaillée, d'ordre plus intime, des *éléments* ou *cellules* de ces régions.

La Morphologie interne repose sur l'examen microscopique de *coupes* minces, pratiquées au travers du corps à l'aide de *microtomes*, appareils qui permettent d'obtenir des coupes de la minceur voulue, d'un centième de millimètre par exemple. Tantôt les coupes s'observent directement dans une goutte d'eau, de glycérine étendue, etc. ; tantôt elles sont préalablement soumises à une technique spéciale, qui a pour objet de mieux faire ressortir les détails de la structure.

La *technique botanique*, souvent complexe, consiste essentiellement dans l'emploi de *réactifs fixateurs*, comme l'alcool, l'acide picrique, qui donnent plus de consistance aux maté-

riaux soumis à l'étude, spécialement au détail de la structure intime, et de *matières colorantes*, comme le carmin, l'hématoxyline, la fuchsine, le bleu d'aniline, le vert d'iode, etc., qui se fixent avec élection et d'une manière durable sur l'un ou l'autre des éléments de la structure. D'importants progrès ont été réalisés dans la science anatomique et histologique, grâce à l'intervention de la technique.

La Morphologie végétale comprend aussi l'histoire du *Développement* des plantes, c'est-à-dire la connaissance de la succession des états que traversent les végétaux au cours de leur existence, à partir de l'état originel.

II. — La *Physiologie*, science des phénomènes organiques, conséquemment des fonctions végétales, fait connaître la *vie* de la plante, la vie se résumant dans l'ensemble des fonctions organiques.

On peut distinguer la *Physiologie externe* et la *Physiologie interne*, relatives, la première aux phénomènes qui s'accomplissent entre l'être vivant et le milieu ambiant, la seconde aux phénomènes qui se déroulent dans l'intérieur même du corps.

La fonction de respiration, par exemple, comprend, d'une part, la connaissance des modifications qu'éprouve l'atmosphère du fait de la présence de la plante, d'autre part, l'étude des actions exercées au sein même de la plante par l'oxygène absorbé : ce sont là respectivement la Physiologie externe et la Physiologie interne du phénomène.

La Morphologie et la Physiologie sont deux sciences solidaires, appelées à s'éclairer et à se compléter l'une l'autre. Il n'est pas rare, par exemple, que la connaissance morphologique d'une formation, celle du bois par exemple, renseigne sur les fonctions dont elle est l'instrument.

III. — La *Classification* ou *Taxonomie* consiste dans le groupement rationnel des végétaux, fondé sur l'ensemble des caractères morphologiques et physiologiques des plantes considérées. Elle est le complément naturel et comme la synthèse des précédentes études, et met en lumière l'importante notion de l'unité du Règne végétal.

La Classification est une sorte de tableau général de la science des plantes, dans lequel la place de chaque espèce se trouve rationnellement marquée d'après l'ensemble de ses affinités, de telle sorte que, d'une espèce quelconque, on puisse s'élever, par transition graduée, à une espèce plus

perfectionnée du groupement, ou au contraire descendre vers des formes plus simples. Dans l'établissement de ce travail de synthèse, c'est la Morphologie qui est appelée à fournir les caractères les plus importants.

Outre la Classification proprement dite, il y a lieu de distinguer la *Classification géographique* ou *Géographie botanique*, qui s'occupe de la distribution actuelle et passée des végétaux sur le globe, distribution étroitement liée à la constitution du sol, à son relief, ainsi qu'au climat.

Morphologie, Physiologie et Taxonomie, considérées d'une manière générale, chez les animaux comme chez les plantes, représentent trois faces d'une seule et même science, la *Biologie* ou Science des corps vivants.

SUBDIVISIONS DU RÈGNE VÉGÉTAL

LES QUATRE EMBRANCHEMENTS

Critérium du perfectionnement organique : membres ; organes. — La conformation du corps des végétaux offre des degrés variés de complexité. Les troncons distincts (racine, tige, feuille), qu'offre immédiatement à considérer le corps, sont qualifiés de *membres*, quand on les envisage seulement sous le rapport de leur structure, et d'*organes*, quand on les considère comme instruments de telle ou telle *fonction*.

Une feuille, par exemple, est, en même temps qu'un membre fondamental, à structure déterminée, l'organe spécial de l'assimilation chlorophyllienne : elle devient aussi parfois un organe de protection (piquants de la Berbéride) ou d'absorption (feuilles submergées de la Renoncule aquatique, fig. 436, *b*).

Or, le *perfectionnement* d'une plante se mesure au degré de *différenciation* de son corps : plus est grand le nombre d'organes distincts, et plus l'être considéré est perfectionné.

La différenciation morphologique du corps est elle-même liée à la *division du travail* de la vie, puisque chaque organe n'acquiert sa forme particulière qu'en vue de l'accomplissement des fonctions spéciales qu'il exerce.

De la division du travail résulte la *solidarité organique*, qui fait de l'ensemble des organes un tout unique, une véritable

individualité ; car les organes se rendent les uns aux autres des services spéciaux et nécessaires, et la permanence de la plante n'est assurée qu'à la condition que toutes ces activités puissent s'exercer, simultanément ou successivement.

Fig. 1. — Renoncule bulbeuse (0m,30) ; *a*, sépales de la fleur ; *b*, pétales ; *c*, étamines et carpelles ; *e*, pétale isolé ; *d*, sa ligule nectarifère ; *f*, racine charnue et radicelles.

Embranchements du Règne végétal. — La différenciation organique répond à quatre types principaux, qui caractérisent autant d'*embranchements* du Règne végétal.

1° Plantes phanérogames. — Dans un premier embranchement, le corps (fig. 1) offre toujours, à l'état adulte, trois membres distincts, caractérisés chacun par sa structure : la *racine*, la *tige* et la *feuille*.

Tôt ou tard, il différencie certains groupes de feuilles en vue de la *formation des œufs*, c'est-à-dire de germes de plantes nouvelles : ces groupes spéciaux de feuilles ne sont autres que les *fleurs*. Chaque œuf naît de la fusion de deux cellules polarisées, dites *cellules génératrices*, l'une mâle, l'autre femelle, ou simplement *gamètes*.

A la maturité, les œufs, préalablement accrus en ébauches de plantes ou *embryons*, se trouvent renfermés dans les *graines*, elles-mêmes portées par un *fruit*, simple feuille florale transformée, et aboutissement de la vie de la fleur.

Les plantes qui répondent à cet ensemble de caractères (Pommier, Chêne, ...) constituent le vaste embranchement des

Phanérogames, [plantes *à organes de fructification apparents* (fleurs), plus simplement *plantes à fleurs*]. Ce sont les plus perfectionnées de toutes : aucune autre n'offre de différenciation morphologique et anatomique plus profonde.

2° **Plantes cryptogames.** — Les plantes autres que les Phanérogames *produisent des œufs* par le même mécanisme de la fusion de deux gamètes de polarité contraire (fig. 4, 5) ; seulement, les organes qui les élaborent n'offrent jamais l'apparence d'une fleur proprement dite, et ils sont presque toujours si petits qu'on ne peut les reconnaître qu'à l'aide du microscope. De là le nom de *Cryptogames* [plantes *à fructification cachée, plantes sans fleurs*] donné à ce second groupe de végétaux.

Les principales plantes cryptogames sont : les Fougères, les Mousses (fig. 2), les Algues (fig. 3) et les Champignons.

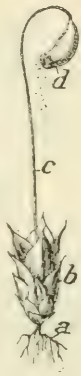


Fig. 2. — Funaire hygrométrique (Mousse ; 0m,03) ; *a*, rhizoïdes ; *b*, tige feuillée produisant les œufs au sommet ; *cd*, diodogone, issu d'un œuf ; *c*, soie ; *d*, diodange, émettant les diodes ou spores de passage.

Spores. — Bon nombre de végétaux cryptogames se reproduisent, indépendamment des œufs, par le moyen de *cellules neutres*, pour la constitution desquelles aucune fusion préalable n'est nécessaire et que l'on nomme *spores* ou *zoospores* (fig. 3, *c* et II, *h*), selon qu'elles sont immobiles ou douées de motilité. En germant, les spores et zoospores donnent *directement* une nouvelle plante (fig. 3, II, fig. 11, *bd*) ; on les rencontre chez les Algues et les Champignons.

De là la distinction de la *reproduction sexuée* ou *reproduction par œufs*, et de la *reproduction asexuée* ou *reproduction par spores*, ou simplement *multiplication*.

Certaines Cryptogames se reproduisent même uniquement par spores : la majorité des Champignons, les Bactériacées (*microbes*) sont notoirement dans ce cas. D'autres, moins nombreuses, ne se reproduisent que sexuellement, c'est-à-dire par œufs (diverses Algues) ; d'autres enfin, comme la majorité des Algues (Cladophore, fig. 4), sont capables tout à la fois de se multiplier par spores et de se reproduire par œufs.

Spores de passage ou *diodes*. — Il y a lieu de distinguer les *spores proprement dites*, qui, en germant, produisent direc-

lement de nouvelles plantes sporifères, d'une *autre espèce de*

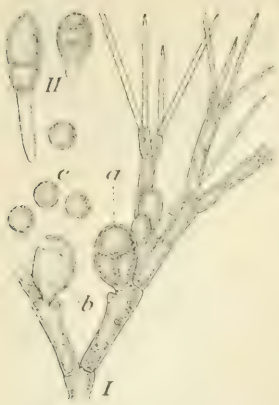


Fig. 3.

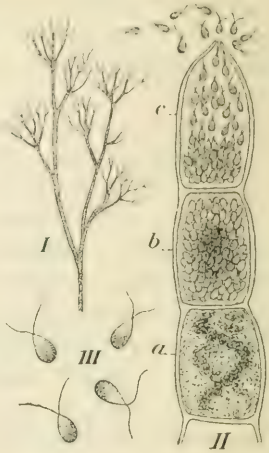


Fig. 4.

Fig. 3. — I, thalle de *Callithamnion corymbosum* (Algue rose ou Floridée). *a*, sporange mûr; *b*, ouvert; *c*, les 4 spores. — II, germination de la spore;

Fig. 4. — I, Cladophore (*Cl. arcta*), Algue verte (gr. nat.). — II, filament grossi; *a*, cellule normale; *b*, apparition des gamètes; *c*, leur sortie. — III, gamètes libres, biciliés, destinés à se fusionner 2 à 2 pour former les œufs.

spores, qui, en germant, donnent des organismes sexués, producteurs d'œufs, et ces derniers, à leur tour, des organismes sporifères. Ces spores de passage entre un être asexué et l'être sexué qui lui fait suite ont reçu le nom de *diodes*.

Fig. 5. — Formation de l'œuf du Monostrome (*Monostroma bullosum*, petite Algue verte) gr. : 300. *a*, gamètes ciliés ; *b*, leur fusion bec à bec ; *c*, fusion longitudinale ; *d*, fusion complète des corps ; *f*, œuf formé. (La portion opposée aux cils est verte ; le bec, blanc ; il y a en outre un point rouge.)

On en citera des exemples à propos des Algues et des Champignons, qui peuvent en outre produire des spores vraies ; chez les Cryptogames les plus élevées (Fougères, Mousses), on ne trouve au contraire que des diodes (fig. 6, I), à l'exclusion des spores proprement dites.

Le corps total des plantes diodogènes est divisé, on le voit, en *deux tronçons*, de valeur relative d'ailleurs très variable, selon le groupe auquel ces

plantes appartiennent (fig. 6, I : III, *a*); tandis qu'il est *d'une venue* dans les plantes issues de spores vraies.

Chez les Fougères, par exemple, le tronçon diodogène, communément nommé *plante adulte* (fig. 6, I), est beaucoup plus développé que le tronçon sexué ou *prothalle* (fig. 6, III, *a*), qui n'atteint pas un centimètre; chez d'autres Cryptogames plus simples, notamment les Floridées (voy. *Algues*), c'est au contraire l'inverse qui a lieu.

Subdivision des Cryptogames. — Le vaste groupe des plantes cryptogames se subdivise en les trois embranchements suivants.

a) Les *Cryptogames à racines* (Fougères), caractérisées par la différenciation du corps (*tronçon diodogène*) en trois membres (fig. 6, I), racine, tige et feuille, comme chez les Phanérogames. L'existence de la racine impliquant celle de vaisseaux pour la conduction de la sève, on les qualifie encore de *Cryptogames vasculaires*. Ce sont les plus élevées de toutes.

Les diodes naissent sur les feuilles de la plante adulte (fig. 8, II).

b) Les *Muscinées* comprennent essentiellement les Mousses, chez lesquelles le corps adulte (ici *tronçon sexué*) n'offre plus que deux membres distincts, tige et feuille (fig. 2, *b*), et en outre manque de vaisseaux. La structure est donc ici purement *cellulaire*.

Fig. 6 à 8. — I, Polypode (*P. vulgare*) (Fougère, 0m,20), pl. adulte diodogène : *a*, racines; *b*, rhizome; *c*, jeune feuille; *d*, feuille adulte avec diodanges. — II, folliole isolée (face inférieure); *a*, sores (groupes de diodanges). — III, *a*, prothalle (organisme sexué, issu d'une diode); *b*, ses rhizoïdes; *c*, première feuille de la plante diodogène, issue de l'œuf.

La plante se fixe au sol et absorbe les principes nourriciers par de simples poils filamenteux, les *rhizoïdes* (fig. 2, *a*), émanés de la base de la tige. Ces rhizoïdes, morphologique-

ment si différents des racines, sont donc pour les Mousses

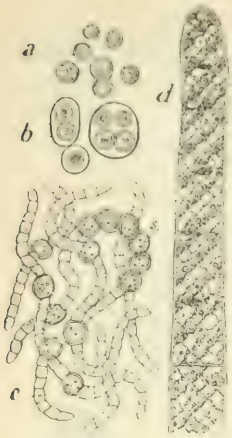


Fig. 9.

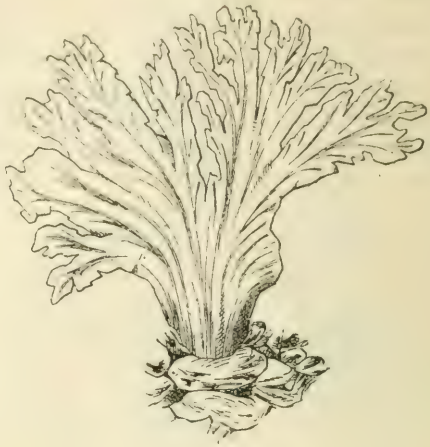


Fig. 10.

Fig. 9. — Thalle des Algues. *a*, Protocoque (Algue verte unicellulaire, 0 mill., 03). — *b*, Gléocystes à une, deux et quatre cellules, avec enveloppe mucilagineuse ; *c*, Nostoc (Algue filamenteuse vert bleuâtre) ; *s*, groupe de spores, nées chacune directement d'une cellule du thalle ; *d*, portion du thalle filamenteux de la Spirogyre (Algue verte) (gr. : 150).

Fig. 10. — Thalle foliacé de Porphyra (Algue Floridée, 0m,15).

les équivalents physiologiques des racines des plantes phanérogames et cryptogames vasculaires.

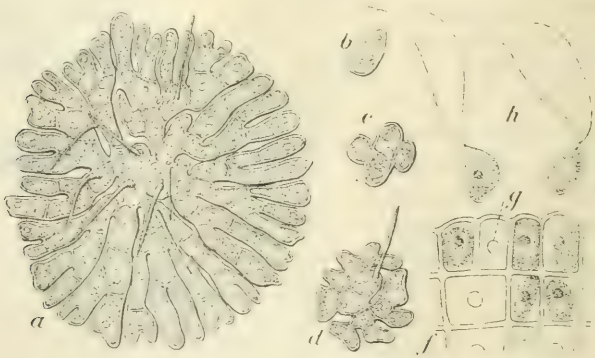


Fig. 11. — Coléochète (*Coleochaete soluta*). *a*, la plante entière (lame verte hérissée de poils) ; *b*, spore fixée (issue de *h*), avec membrane cellulosique ; *c*, *d*, premiers états du thalle ; *h*, zoospores, nées isolément dans les cellules ; *g*, orifice de sortie de la zoospore ; *f*, cellules vides du thalle d'une autre espèce (gr. : 250) (Pringsheim).

Chez les Mousses, c'est le tronçon, qualifié de plante adulte

dans le langage courant, qui produit les œufs, généralement à son sommet, et c'est d'un œuf que naît l'organisme diodogène très simple (*soie* et *diodogone*, fig. 2, *c*, *d*).

Si donc, — laissant de côté l'expression commune de plante adulte, qui s'applique indifféremment à des tronçons organiques d'origine différente, et ne tenant compte ici que de la division du corps total en deux tronçons, — si l'on compare une Mousse à une Fougère, le diodogone, relativement simple, de la Mousse apparaîtra comme l'homologue de la Fougère adulte, qui en effet n'est autre chose qu'un diodogone très différencié, issu, comme celui de la Mousse, d'un œuf. La Mousse adulte deviendra, d'autre part, l'homologue du prothalle de la Fougère, l'un et l'autre de ces tronçons procédant d'une diode ou spore de passage.

c) Dans le dernier embranchement du Règne végétal, la conformation du corps, au lieu de se rapporter à un type morphologique déterminé, revêt, selon les espèces, des formes très variées, par exemple celle d'une lame (fig. 10, 11), d'un filament ou d'une petite sphère (fig. 9) : l'appareil végétatif tout entier porte alors le nom de *thalle*, d'où celui de *Thallophytes*, appliqué à l'embranchement.

Les deux grandes classes de Thallophytes sont : les Algues (fig. 3, 4) et les Champignons.

Plantes vasculaires ; plantes cellulaires. — Les Muscinées et les Thallophytes constituent le groupe relativement simple des *Plantes cellulaires*, par opposition aux Cryptogames à racines et aux Phanérogames, qui forment celui plus perfectionné des *Plantes vasculaires*.

Plantes sporogènes ; plantes diodogènes. — On sait déjà que, seules, certaines plantes thallophytes produisent des spores vraies, *à développement direct*.

Ces mêmes plantes peuvent offrir en outre des œufs, *à développement indirect*, c'est-à-dire avec intercalation de diodes, et par suite division du corps en deux tronçons.

Les Muscinées et Cryptogames vasculaires, elles, n'offrent pas autre chose que cette alternance d'œufs et de diodes : leur corps est donc toujours différencié en deux tronçons.

Il convient de remarquer dès maintenant que les *Phanérogames*, si étroitement liées aux Cryptogames vasculaires par leur développement, qu'elles en constituent vraiment un pro-

longement, *offrent*, comme ces dernières, *un corps divisé en deux troncons ;* seulement, les troncons sexués, homologues du prothalle, et issus des diodes, y restent si petits qu'une étude intime de la plante peut seule les faire reconnaître.

En résumé, sont donc diodogènes, sans exception, toutes les plantes vasculaires et les Muscinées, ainsi qu'un grand nombre de Thallophytes.

RÈGNE VÉGÉTAL.	Plantes vasculaires	à fleurs	I. PHANÉROGAMES.
		sans fleurs. .	II. CRYPTOGAMES VASCULAIRES.
	Plantes cellulaires	ord. une tige feuillée .	III. MUSCINÉES.
		un thalle . . .	IV. THALLOPHYTES.

PLAN DE L'OUVRAGE

Le présent ouvrage est divisé en dix Parties.

I. — Les trois premières sont consacrées respectivement à l'étude de la *Cellule* (p. 13), des *Tissus* (p. 165) et des *Membres* des végétaux (p. 221).

La quatrième Partie est relative à la *Croissance* (p. 395).

La cinquième traite de la *Nutrition* (p. 473), et la sixième de l'*Association*.

Dans la septième Partie se trouvent groupées les connaissances essentielles, relatives au *Mouvement* des plantes et à la *Sensibilité*.

La huitième Partie traite de la *Reproduction* et de la *Fructification*.

Dans ces huit premières Parties, l'on envisage plus spécialement les *Plantes phanérogames*.

II. — L'organisation et le développement des *Plantes cryptogames* forment l'objet de la neuvième Partie.

Les Bactériacées y donnent lieu à un long développement, justifié par l'importance croissante des connaissances relatives à ces microorganismes, notamment des espèces qui causent les maladies contagieuses.

La dixième Partie est spécialement consacrée aux *Fermentations*, tant bactériennes que fongiques.

Enfin une esquisse des *Caractères généraux des plantes* termine l'ouvrage et met en lumière l'*Unité du Règne végétal*.

PREMIÈRE PARTIE

STRUCTURE, PROPRIÉTÉS ET PRODUITS DU CORPS EN GÉNÉRAL

STRUCTURE CELLULAIRE ET NON CELLULAIRE

1° Structure cellulaire. — Lorsqu'on examine au microscope une coupe mince d'un membre quelconque de la plante,

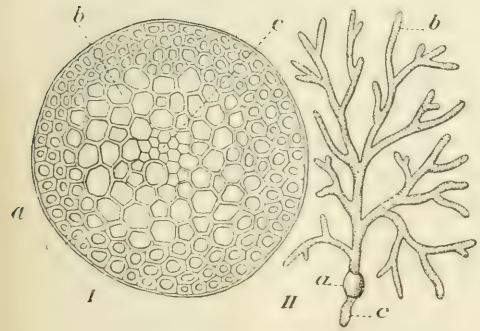


Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 12. — I, Structure *cellulaire*. Section transversale de la *soie* d'une Mousse (*Hypnum serpens*) (voir fig. 2, *c*) ; *a*, tissu cellulaire scléreux (à parois épaisses) ; *b*, tissu cellulaire, formé de grandes cellules à parois minces, pourvues d'amidon ; *c*, tissu central de cellules plus petites (gr. : 160). — II, structure *continue*. Thalle d'une Moisissure (*Mucor*) ; *a*, spore en germination ; *b*, thalle filamenteux ramifié ; *c*, filament de germination resté court (Gr. : 400).

Fig. 13. — Bryopse plumeux (*Bryopsis plumosa*), Algue verte non cloisonnée, en forme du tube dressé, ramifié en touffe (grandeur nat.).

on constate que le corps est d'ordinaire subdivisé par d'innombrables cloisons, en compartiments microscopiques.

d'un cinquantième ou d'un centième de millimètre de diamètre par exemple, nommés *cellules ;* la *structure* est, en un mot, *cellulaire* ou *cloisonnée* (fig. 12, I). C'est le cas de l'immense majorité des végétaux.

2° Structure continue. — Un certain nombre d'autres plantes, ordinairement de très petite taille, n'offrent aucun cloisonnement intérieur ; leur structure est dite *continue* ou *non cloisonnée*.

Fig. 13 *bis*. — Udotée (*Udotea cyathiformis*). Algue verte continue, en forme de lame pédonculée (grand. nat.).

Parmi ces formes plus simples, toutes thallophytes, on peut citer divers Champignons de l'ordre des Moisissures (fig. 12, II), certaines Algues vertes, dont quelques-unes relativement grandes (Bryopse, fig. 13 ; Caulerpe, fig. 77 ; Udotée, fig. 13 *bis* ; Vauchérie, voy. *Algues*) ; etc.

Le manque de cloisons étant peu compatible avec la division du travail physiologique, et par suite avec la différenciation, critérium du perfectionnement organique, on comprend que l'organisation intime des plantes continues soit généralement plus simple que celle des plantes cellulaires.

Que la plante soit cloisonnée ou continue, les *propriétés fondamentales* du corps sont les mêmes, et on peut en dire autant, d'une manière générale, des *produits*.

Division de la première Partie. — Nous étudions successivement ici :

1° Dans une première section, la *structure*, les *propriétés* et la *formation* des cellules végétales ;

2° Dans une seconde section, l'ensemble des *produits cellulaires*.

SECTION I

CHAPITRE PREMIER

STRUCTURE DE LA CELLULE

Éléments de la cellule végétale. — La cellule végétale (fig. 14) offre à considérer, dans son état complet, cinq formations distinctes.

1° *Membrane.* — D'abord, une enveloppe limitante, polyédrique, arrondie ou ovale, formée essentiellement d'un principe ternaire non azoté, la cellulose : c'est la *membrane* (*a*).

Tout au moins dans son état le plus jeune, la membrane cellulosique normale doit être considérée comme vivante (voir *Croissance*).

Fig. 14. — Cellule d'une jeune plantule (tige) de Lupin blanc (gross. : 1 200). — *a*, membrane cellulosique ; *b*, membrane protoplasmique ; *c*, réseau protoplasmique fondamental ; *d*, noyau avec deux nucléoles ; *f*, chloroleucites avec amidon ; *g*, méat intercellulaire ; *h*, vésicules à suc cellulaire (hydroleucites).

Son épaisseur n'est pas uniforme. Çà et là, elle offre des dépressions arrondies (fig. 15, II, *a*), en correspondance sur les deux faces de la membrane, destinées à faciliter les communications de cellule à cellule : ces plages minces se nomment *ponctuations*. Dans les membranes très épaissies, comme celles des cellules pierreuses de la poire, elles constituent de véritables canalicules (fig. 16).

De face, les ponctuations apparaissent toujours plus claires que le reste de la membrane, parce que la lumière qui les traverse arrive plus intense à l'œil (fig. 15, I, *b*).

2° *Protoplasme.* — La cavité de la cellule renferme une matière albuminoïde de consistance gélatineuse, constituée en manière de *réseau* à mailles plus ou moins larges : c'est là la matière vivante fondamentale, dite *protoplasme* ou *cytoplasme* (fig. 14, *c*). Dans la substance hyaline ou *hyaloplasme* des mailles du réseau se trouvent englobées des granulations

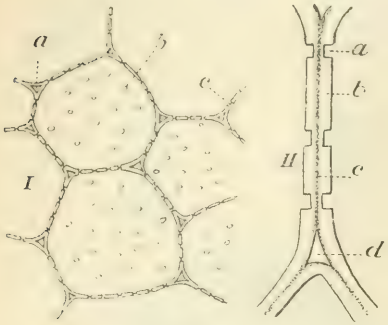


Fig. 15.

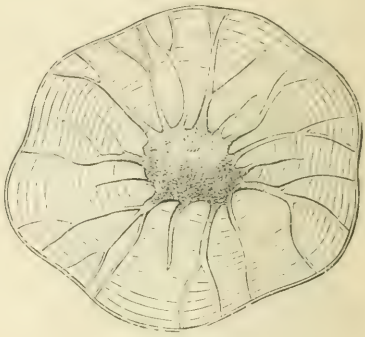


Fig. 16.

Fig. 15. — I, parenchyme inerte de la moelle du Sureau ; *a*, méats intercellulaires ; *b*, *c*, ponctuations, face et profil (gr. : 200). — II, coupe grossie de la membrane ; *a*, ponctuation ; *b*, membrane cellulosique ; *c*, lame moyenne, formée de principes pectiques ; *d*, méat.

Fig. 16. — Cellule de sclérenchyme (*c. pierreuse*) de l'enveloppe de la noix, avec ponctuations canaliculées et cavité très réduite (gr. : 350).

très fines (*microsomes*), que l'on peut considérer comme les éléments vivants primordiaux de la plante.

Le réseau protoplasmique est surtout abondant et serré dans les cellules des jeunes embryons. Pour le discerner nettement, il convient de le colorer préalablement au vert d'iode, au carmin, au bleu de méthylène, etc.

Lorsque la cellule a achevé sa croissance, le protoplasme se localise en majeure partie sous la membrane cellulosique (fig. 17), où il constitue un revêtement pariétal, limité extérieurement par une pellicule hyaline, dite *membrane albuminoïde* du protoplasme (fig. 14, *b*). C'est cette membrane albuminoïde vivante qui règle les échanges entre la cellule et le milieu extérieur ; c'est elle, par exemple, qui empêche divers colorants, déjà diffusés au travers de la membrane cellulosique, de pénétrer dans la masse du protoplasme, du moins

pendant l'état de vie ; car le protoplasme inerte est perméable à tous les colorants (voy. *Absorption*).

3° *Noyau.* — Dans la masse protoplasmique se trouve englobé quelque part un corps arrondi ou ovoïde (fig. 14, *d*), de texture plus serrée que le protoplasme : c'est le *noyau*, second élément vivant, essentiel par conséquent, de la cellule.

Le noyau absorbe énergiquement divers colorants (vert de méthyle, vert d'iode,...), circonstance à laquelle on doit de pouvoir le mettre facilement en évidence.

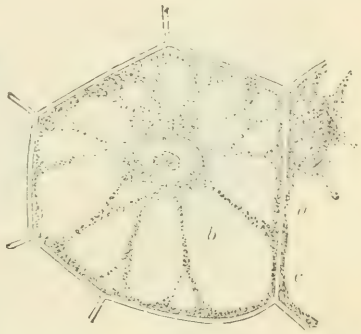


Fig. 17. — Cellule vivante adulte (gross. : 800). — *a*, noyau et protoplasme ; *b*, vésicules à suc cellulaire limitées par des bandelettes protoplasmiques ; *c*, protoplasme pariétal (gr. : 350).

Bien qu'on n'ait pas encore réussi à en reconnaître formellement la présence dans certains organismes très petits, comme la généralité des Bactériacées et Nostocacées, on peut cependant admettre, d'après les observations faites, dans ces derniers groupes, sur quelques genres à structure plus nette, comme les Micrococques (voy. *Bactériacées*), que le *noyau existe, comme élément essentiel, dans toute cellule vivante.*

Le noyau (fig. 18) comprend quatre parties : 1° une fine *membrane* d'enveloppe (*e*), qui le sépare nettement du protoplasme ambiant ; 2° un filament, continu ou fragmenté (*b*), contourné sur lui-même, renfermant dans sa substance hyaline ou *linine* une double file de granulations d'une substance, dite *nucléine*, ou encore *chromatine*, à cause de sa grande affinité pour les colorants, surtout bleus et verts ; de là le nom de *filament chromatique* donné à cette partie essentielle du noyau ; 3° le long du filament ou dans les mailles qu'il limite, le noyau renferme d'ordinaire un ou plusieurs amas d'une substance également très chromatique, mais fixant de préférence d'autres colorants (rouges,...) que la nucléine : ce sont les *nucléoles* (*f*) ; 4° enfin les interstices de cette structure sont occupés par une substance fluide, le *suc* du noyau (*g*).

A proximité du noyau, on observe, dans le protoplasme, deux sphérules, hyalines à la périphérie, occupées au centre par un petit amas plasmique granuleux ou *centrosome* ; ce

sont là les *sphères directrices* (fig. 18, *d*), dont le rôle est de déterminer la direction suivant laquelle s'effectue la division du noyau (p. 47), lors de la multiplication cellulaire. Ces sphères n'ont été reconnues jusqu'ici que dans les cellules sexuelles, les œufs et embryons de quelques Phanérogames (Lis....), ainsi que dans quelques plantes adultes ; il est probable qu'elles existent, plus ou moins masquées par le protoplasme, dans toute cellule vivante.

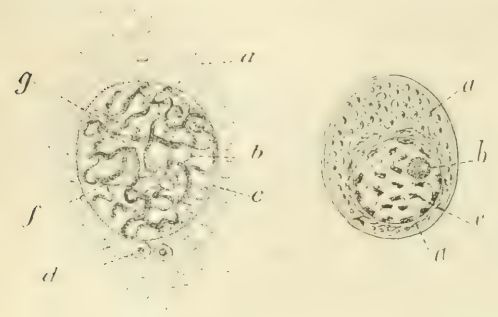


Fig. 18. Fig. 19.

Fig. 18. — Noyau au repos du sac embryonnaire du Lis Martagon. — *a*, stries protoplasmiques rayonnantes, annonçant la division nucléaire ; *b*, filament chromatique ; *c*, membrane ; *d*, sphères directrices ; *f*, nucléole ; *g*, suc (gr. : 750) (Guignard).

Fig. 19. — Cellule mère de grain de pollen de Nénuphar (*Nymphea alba*). — *a*, amidon ; *b*, nucléole ; *c*, réseau chromatique ; *d*, kinoplasme, annonçant la division du noyau (Guignard).

4° *Leucites.* — Çà et là, on remarque, dans le protoplasme, des corpuscules granuleux plus ou moins denses (fig. 14, *f*), qui participent comme lui de la vie et dont le rôle est d'élaborer certains principes nécessaires à la vie de la plante : on les nomme *leucites* ou *plastides*.

Ces organites sont tantôt incolores, par exemple dans les racines, tantôt chargés de matières colorantes, comme dans les fleurs et les fruits, auquel cas on les nomme *chromoplastides* ou *chromoleucites*.

Les plus remarquables de ces derniers sont les corpuscules verts, si nombreux dans les cellules des feuilles (fig. 78, *d*) : leur substance plasmique fondamentale, c'est-à-dire le *leucite*, y est imprégnée d'un pigment complexe, la *chlorophylle*, grâce auquel la plante est capable de s'incorporer l'anhydride carbonique ; ces leucites verts sont, en un mot, des *chloroplastides* ou *chloroleucites*.

5° *Vésicules à suc cellulaire.* — Enfin, les interstices du réseau protoplasmique, développés çà et là en larges vésicules ou *vacuoles*, sont occupés par le *suc cellulaire* (fig. 14, *h*), liquide de réaction *acide*, qui renferme en dissolution ou en suspension diverses substances, issues les unes du milieu

ambiant (sels minéraux), les autres du travail même du protoplasme (albumine, acides organiques).

Les substances du suc cellulaire se répartissent en *substances de réserve* (sucres, amidon, fig. 38, *f*), destinées à être utilisées par la plante, et en *substances excrétées*, exclues de toute participation ultérieure au travail cellulaire (essences, résines, oxalate de calcium cristallisé, fig. 20), mais pouvant

Fig. 20. — Parenchyme pétiolaire d'*Angiopteris evecta*, avec chloroleucites et oxalate de calcium monoclinique (gr. : 320). (Le protoplasme est un peu contracté par la glycérine.)

toutefois jouer un *rôle protecteur*, en préservant, par exemple, la plante des atteintes des animaux herbivores. Parmi les principes excrétés protecteurs, on remarque le tanin, l'oxalate acide de potassium (sel d'Oseille), les alcaloïdes (p. 99), etc.

L'*eau* du suc cellulaire maintient le protoplasme et le noyau dans l'état d'imbibition nécessaire à la manifestation de la vie ; elle est aussi le véhicule des aliments destinés à être incorporés, aussi bien que celui des déchets éliminés.

Aussi bien, le corps passe-t-il à l'état de *vie latente*, dès qu'il est desséché au delà d'une certaine limite ; c'est le cas pour les graines mûres, les spores, ainsi que pour les plantes adultes dites *réviviscentes*, comme la Rose de Jéricho (voy. *Mouvement*).

Structure et propriétés des vésicules à suc cellulaire : hydroleucites. — Les vacuoles (fig. 21) sont normalement pourvues, comme la couche périphérique du protoplasme, d'une membrane hyaline propre (*a*), dite *tonoplaste*, qui les sépare du protoplasme fondamental, ce qui a fait considérer ces vésicules comme de véritables leucites, à paroi vivante très délicate et à contenu fluide inerte, la paroi réglant la nature et la proportion des substances contenues dans le suc.

De là le nom d'*hydroleucites* qui leur a été attribué, pour les distinguer des leucites proprement dits, où non seulement la paroi, mais encore le contenu, sont essentiellement protoplasmiques.

Les hydroleucites peuvent *croître* et *se diviser*, par étranglement, en vésicules plus petites; ils peuvent aussi *se fusionner* en d'autres plus grandes, par résorption des cloisons séparatrices.

Il arrive même fréquemment que la cellule adulte ne renferme qu'une seule et large vésicule centrale, enveloppée par la couche pariétale finement vacuolaire du protoplasme (fig. 569).

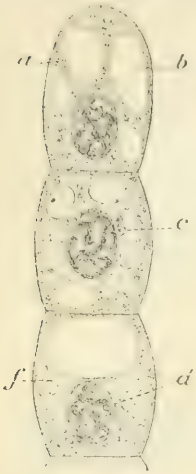


Fig. 21. — Poil d'étamine de Tradescantia (*T. virginica*). — *a*, membrane limitante de la vésicule à suc cellulaire ; *b*, suc ; *c*, sphères directrices; *d*, noyau, *f*, protoplasme (gr. : 500) (Guignard).

Tant qu'elle demeure vivante, la membrane des vacuoles est remarquable, comme la membrane albuminoïde périphérique du corps protoplasmique, par son *imperméabilité* à bon nombre de colorants ; elle est, d'autre part, *plus résistante que le protoplasme*, ce qui permet de tuer ce dernier, tout en maintenant intacte la membrane des vacuoles.

Il suffit pour cela de plonger une coupe végétale fraîche un peu épaisse dans une solution de sucre à 5 ou 6 p. 100, ou de nitre à 10 p. 100.

Sous l'action de ces réactifs, le protoplasme se contracte par suite d'exosmose d'eau (voir *Plasmolyse*, p. 407) et meurt; et en effet, si l'on ajoute au réactif une dissolution étendue d'éosine, ce colorant rose le pénètre, tandis que les vacuoles conservent pendant quelque temps encore leur paroi incolore et tendue.

Il peut même arriver que la vacuole soit expulsée au dehors de la masse protoplasmique en voie de contraction, ce qui met sa membrane propre entièrement en évidence (Spirogyre...).

En traitant, comme il vient d'être dit, par la solution de nitre éosinée les poils staminaux du Tradescantia (fig. 21), on voit le protoplasme contracté, ainsi que les noyaux, se colorer en rouge, tandis que la vacuole centrale des cellules adultes (*f*) conserve encore son suc bleu.

Valeur relative des éléments de la cellule. — Les éléments précédemment définis, protoplasme, noyau, leucites, membrane, suc, sont loin d'avoir la même valeur biologique.

Pour discerner les éléments prépondérants, le plus simple est de remonter au premier âge de la plante phanérogame, où elle ne consiste qu'en un œuf (fig. 65, I), produit de la fusion de deux cellules polarisées ou gamètes. Or, au moment même où il vient de se constituer, l'œuf renferme un protoplasme abondant et un noyau, accompagné de ses sphères directrices. Les plastides peuvent y exister aussi ; mais leur présence, dans la cellule végétale, est loin d'être générale : on n'en connaît pas, par exemple, chez les Algues du groupe des Cyanophycées (Nostoc, fig. 9, *c*).

La membrane cellulosique ne prend naissance qu'ultérieurement à la formation de l'œuf, par une sorte de sécrétion de la membrane albuminoïde hyaline du protoplasme, peut-être par transformation même de la portion superficielle de cette dernière. Ce qui atteste d'autre part que la membrane est une formation secondaire, c'est que certaines plantes, comme les Myxomycètes (Champignons gélatineux) ne consistent jamais, à l'état adulte, qu'en une masse protoplasmique réticulée, parsemée de noyaux, sans cloison cellulosique, ni périphérique, ni intérieure (fig. 62).

Le protoplasme et le noyau apparaissent ainsi comme les deux formations vivantes essentielles, toujours étroitement associées. Il est vrai que les parcelles de protoplasme qui viennent à se séparer du noyau dans des tubes polliniques (Galanthe, Scille, fig. 22, *c*), ou des poils radicaux (Moutarde), à la suite de rupture de la membrane (voy. *Tube pollinique*), ou de plasmolyse (voy. *Croissance*), peuvent vivre encore pendant plusieurs jours (ce qu'on reconnaît à ce qu'ils n'absorbent pas les colorants appropriés, comme le bleu de méthylène), et même sécréter une membrane (*f*). Mais il n'y a pas d'exemple de phénomène net de régénération (multiplication...) survenu pendant l'isolement, pas plus au sein du protoplasme que du noyau.

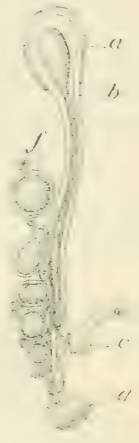


Fig. 22. — Tube pollinique de Scille (*Scilla bifolia*), observé dans l'eau. — *a*, exine; *b*, intine, allongée en tube; *c*, *d*, protoplasme projeté, après éclatement du tube, dans *c*, le noyau végétatif; *f*, autres fragments de protoplasme, ayant sécrété une membrane cellulosique (Palla).

La coexistence du protoplasme et du noyau est donc indispensable à la continuité de la vie; à elles deux, ces substances, étroitement solidaires, caractérisent l'*individualité biologique élémentaire*.

Composition chimique de la cellule végétale. — 1° **Protoplasme.** — Le protoplasme représente, avec le noyau, la plus complexe des matières existantes. En raison de l'impossibilité où l'on est de l'isoler complètement des substances qui l'imprègnent et qui ne lui appartiennent pas en propre, même dans les cas les plus favorables (Myxomycètes, p. 40), eu égard aussi à la grande activité dont il est le siège et qui se traduit par d'incessantes fluctuations, il est impossible d'assigner au protoplasme, substance essentiellement protéique, une formule.

Parmi les matières inertes, les composés albuminoïdes (albumine, caséine) sont ceux qui se rapprochent le plus du protoplasme. Comme ce dernier, les albuminoïdes sont amorphes et formés de carbone, hydrogène, oxygène, azote, soufre, et même phosphore *caséine* ; mais la molécule vivante se complique encore de l'adjonction d'autres corps

simples (chlore, potassium, fer...). Et en effet, l'organisme végétal ne renfermant pas moins de dix éléments essentiels, tous nécessaires à la manifestation de la vie (C, H, O, Az, S, P, K, Ca, Fe, Mg), on peut considérer la molécule protoplasmique comme un agrégat complexe et instable de cet ensemble d'éléments.

Lorsqu'on soumet la substance albuminoïde protoplasmique à la calcination, les éléments minéraux subsistent sous la forme de cendres, tandis que le carbone se dégage à l'état d'anhydride carbonique, l'hydrogène et l'oxygène sous forme d'eau, l'azote à l'état de produits ammoniacaux ou autres.

2° **Noyau.** — Le noyau offre une composition chimique analogue à celle du protoplasme ; comme lui, il consiste en

Fig. 23.

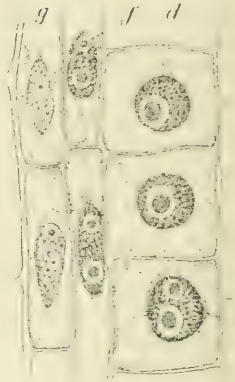


Fig. 24.

Fig. 23. — Coupe longit. schématique du sommet de la racine de Jacinthe (*Hyacinthus orientalis*) ; *a*, épiderme (coiffe) ; *b*, écorce ; *c*, cylindre central ; *h*, niveau des cellules initiales ou foyer de croissance.

Fig. 24. — Cellules *d*, *f*, *g*, de la figure précédente, grossies, montrant l'aspect divers des noyaux et nucléoles ; en *g*, la nucléine est peu abondante et les nucléoles sont nombreux et petits (gr. : 400) (Rosen).

albuminoïdes protéiques. On nomme *nucléine* la substance constitutive du filament chromatique, et plus spécialement celle des nombreuses granulations incluses dans la linine.

La manière dont se comporte le noyau vis-à-vis des colorants montre qu'avec l'âge sa composition peut éprouver de très notables changements. Ainsi, au foyer de croissance d'une racine (fig. 23, *h*), situé comme l'on verra au voisinage

immédiat du sommet, la multiplication cellulaire est très active, et la nucléine fort abondante, comme l'indique l'absorption marquée pour les colorants bleus ou verts (vert d'iode), faible au contraire pour les colorants rouges (hématoxyline) ; à une plus grande distance du sommet (fig. 24, *d-g*), où les cellules cessent de se cloisonner et sont arrivées à la période de stabilité, la nucléine disparaît presque entièrement, et le noyau ne fixe bien que les colorants rouges.

Il y a donc, dans le filament nucléaire, deux substances chromatiquement et sans doute aussi chimiquement bien distinctes : la nucléine, principe essentiellement *cyanophile*, et le reste du noyau (nucléoles,...), d'ordinaire *érythrophile*.

On verra plus loin (voy. *Fleur*) que le noyau générateur mâle est surtout cyanophile, riche en nucléine, et le noyau femelle au contraire surtout érythrophile.

3° Membrane. — La membrane cellulaire consiste normalement en l'association de deux principes ternaires, savoir : la *cellulose* (fig. 15, II, *b*) et un *principe pectique* (*c*).

a) *Cellulose.* — La cellulose est un hydrate de carbone de même composition centésimale que l'amidon ($C^6H^{10}O^5$), mais plus condensé que ce dernier, c'est-à-dire que la molécule amylacée étant $(C^6H^{10}O^5)^n$, celle de la cellulose, d'après le poids moléculaire, est au moins $(C^6H^{10}O^5)^{n+1}$, n étant environ égal à 5.

Comme l'amidon, la cellulose est hydratée par les acides à chaud et finalement convertie en glucose ($C^6H^{12}O^6$) ; mais la transformation exige un temps plus long et des acides plus concentrés.

Elle est *soluble dans l'oxyde de cuivre ammoniacal* (réactif de Schweizer) et bleuit en présence du *chlorure de zinc* ou du *chlorure de calcium iodés*, ou de l'*acide sulfurique iodé*.

Le coton, la moelle de Sureau ancienne représentent de la cellulose presque pure ; on y reviendra (p. 128).

b) *Principes pectiques.* — Ces composés forment presque entièrement la *lame moyenne* des membranes (fig. 15, II, *c*), qui sépare les lames cellulosiques propres (*b*) de deux cellules adjacentes ; ce sont des substances ternaires amorphes, dont les dissolutions concentrées sont gélatineuses.

Les principaux composés pectiques (p. 129) sont : la *pectine*, soluble dans l'eau, et l'*acide pectique*, insoluble ; ce dernier

dérive facilement de la pectine par l'action des alcalis étendus à chaud. Ils forment la base des gelées de fruits et entrent aussi dans la composition des gommes et des mucilages.

Dissociation des cellules. — La lame moyenne des membranes ou ciment intercellulaire consiste essentiellement en pectate de calcium, principe soluble dans les alcalis étendus, soluble aussi dans l'oxalate d'ammonium : sa destruction par ces réactifs entraîne la *dissociation* des cellules du tissu considéré.

On réalise encore la dissociation des tissus végétaux par la *macération chimique*. A cet effet, on chauffe ces derniers avec précaution dans un mélange de chlorate de potassium et d'acide nitrique, puis on en dilacère les cellules au microscope. On peut, par ce moyen, isoler la cuticule épidermique, qui n'est pas attaquée par le réactif (p. 27).

C'est aussi à la destruction des principes pectiques interposés aux fibres du Lin (fig. 272) et du Chanvre que ces dernières doivent d'être isolées à la suite du *rouissage* ; l'agent de cette dissociation, dite encore *macération à froid*, est une Bactériacée, le Bacille Amylobacter (voir *Fermentation butyrique*).

c) Callose. — Outre la cellulose et les principes pectiques, la membrane peut renfermer encore un troisième principe ternaire, la *callose* (fig. 25), qui offre les mêmes réactions que le *cal* des tubes criblés (p. 204). On la rencontre, à l'état d'imprégnation, dans la lame moyenne des cellules mères du pollen (voir *Pollen*) ; mais elle est surtout répandue chez les Champignons, soit unie seulement à la cellulose (Péronospore), soit seulement à des principes pectiques (Polypore).

Fig. 25. — *b*, parenchyme de la Fumeterre officinale ; *a*, thalle intercellulaire d'un Champignon parasite (*Plasmopara affinis*) ; *d*, épaississements et bouchons de callose ; *c*, suçoirs, face et profil (gr. : 500) (Mangin).

Fréquemment, la callose forme des amas appliqués contre les membranes, par exemple dans le tube pollinique du Narcisse, chez divers Champignons (fig. 25, *d*). Elle est insoluble dans le réactif de Schweizer, non bleuissable par le chloroiodure de zinc et gélatinisable par les carbonates alcalins.

La cellulose et les composés pectiques de la membrane n'offrent pas les mêmes affinités pour les matières colorantes. La cellulose absorbe avec élection les colorants acides (rouge Congo) ; les principes pectiques au contraire fixent les colorants basiques (vert d'iode, safranine, p. 129). Quant à la callose, elle est nettement colorable par le bleu d'aniline, l'acide rosolique, etc.

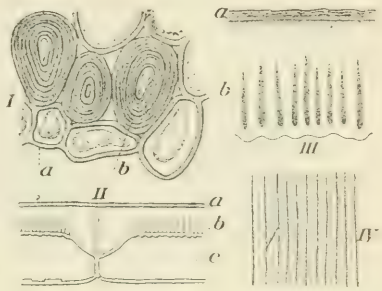


Fig. 26. — I, coupe transversale dans la région libérienne du Nérion (*N. oleander*) : *b*, fibres à pellicule interne non bleuissable ; *a*, parenchyme à protoplasme contracté (gr. : 400). — II, épiderme de Jacinthe (*Hyacinthus orientalis*) ; *a*, cuticule ; *b*, striation transverse ; *c*, cavité cellulaire. — III, paroi épidermique externe gonflée. — IV, la même, de face avec striation longitudinale (Correns).

Structure de la membrane cellulosique. — Il convient de choisir, pour cette étude, des membranes fortement épaissies, par exemple celles des fibres libériennes des Apocynées (Pervenche, Nérion ou Laurier-Rose, fig. 26, I) et des Asclépiadées (Asclépiade), celles des cellules scléreuses du bois, ou encore la paroi libre des cellules épidermiques (Jacinthe, Fritillaire, Ornithogale, fig. 26, II).

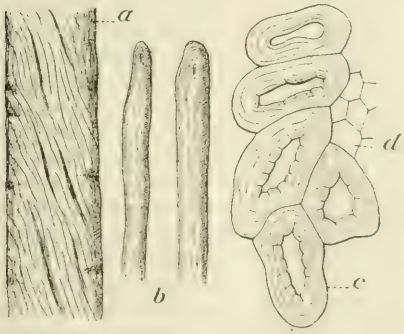


Fig. 27. — *a*, portion de fibre de Ramie ; *b*, extrémités ; *c*, section transversale ; *d*, parenchyme à parois minces (gr. : 300) (Lecomte).

Considérons, par exemple, d'abord sur la section transversale, puis de face, une fibre libérienne (fig. 28), longue cellule fusiforme à cavité linéaire.

a. — Sur la *section transversale* (fig. 28, II), on remarque que la paroi est différenciée en *couches concentriques*, parfois très nombreuses, alternativement brillantes et sombres, et la plus intérieure comme la plus extérieure de ces lamelles sont toujours brillantes (fig. 34).

Dans les membranes minces, les deux couches brillantes limitantes n'interceptent fréquemment qu'une seule couche sombre.

Cette striation concentrique disparaît par la dessiccation, ainsi que par l'action déshydratante de l'alcool absolu, et la membrane se montre alors uniformément brillante ; mais les couches reparaissent et

présence de l'eau. La striation est donc due à une *inégale répartition de l'eau*, les couches sombres étant plus hydratées et plus molles, les couches brillantes, au contraire, plus pauvres en eau et plus résistantes.

Il peut arriver toutefois que cette différenciation soit due simplement à l'hétérogénéité de la membrane, c'est-à-dire à la répartition inégale de principes de constitution chimique différente, comme la lignine et la cellulose. C'est le cas pour la membrane très épaisse des cellules sclérenses de la moelle du Podocarpe (Conifère); car, desséchée ou plongée dans l'alcool absolu, cette moelle montre aussi bien les couches concentriques qu'à l'état normal. Du reste, le mélange de phloroglucine et d'acide chlorhydrique, qui colore en rouge la lignine (p. 29), donne des teintes plus ou moins foncées selon les couches, ce qui indique encore l'hétérogénéité chimique de cette membrane.

Notons que parfois les fibres offrent aussi une *striation transverse* (fig. 26, II, *b*), qui divise la membrane en petites baguettes alternativement claires et sombres, perpendiculaires à la surface. Dans les fibres du Lin, du Chanvre, de la Ramie (fig. 27, *c*), etc., ces bâtonnets transverses n'apparaissent nettement que dans la partie la plus intérieure de la membrane, la portion externe ne montrant que les couches concentriques; dans les cellules épidermiques de la Jacinthe, etc., ils occupent au contraire toute l'épaisseur de la paroi libre.

b. — Si l'on examine maintenant les fibres entières, *de face* (fig. 31, I), en pratiquant des coupes longitudinales de tiges, ou en isolant préalablement les fibres par la macération (p. 22), on observe *deux systèmes croisés de stries parallèles*, alternativement claires et sombres (fig. 364, *n*), et plus ou moins obliques par rapport à l'axe de la fibre. Cette striation longitudinale oblique subdivise la fibre en lamelles, les lamelles sombres offrant d'ordinaire moins d'épaisseur que les claires.

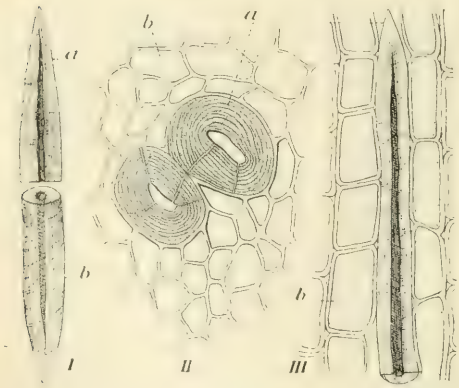


Fig. 28 à 30. — I, extrémités d'une fibre libérienne de Mélèze (*Larix europaea*); *a*, coupe longitudinale; *b*, intacte (stries obliques). — II, section transversale dans la région libérienne; *a*, fibres avec canalicules; *b*, parenchyme amylifère. — III, section longitudinale (Gr. : 250).

Ici encore, la différenciation est due à une inégale imbibition par l'eau, puisque la striation s'efface entièrement par la dessiccation, entre 60 et 100 degrés, et de même, quoique moins complètement, dans l'alcool absolu; après addition d'eau, elle reparait avec une grande netteté. La striation exige quelquefois, pour devenir apparente, un traitement ménagé par l'acide sulfurique (parenchyme ligneux du Hêtre, du Marronnier, du Robinier).

Le croisement des lamelles des deux systèmes subdivise en définitive

la membrane en prismes, perpendiculaires à la surface libre de la fibre, et de trois sortes selon le degré d'hydratation, savoir : les prismes les plus pauvres en eau et les plus brillants, qui correspondent aux croisements des lamelles claires ; les prismes les plus imbibés d'eau, aux croisements des lamelles sombres ; enfin les prismes d'imbibition intermé-

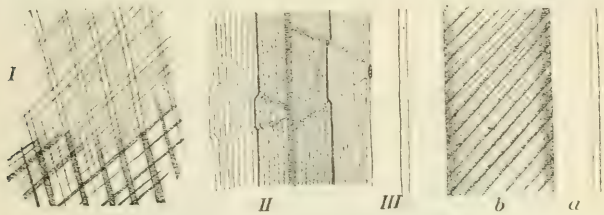


Fig. 31 à 33. — I, membrane gonflée de fibre libérienne de Pervenche (*Vinca minor*), de face, montrant les stries croisées ; en bas, la membrane est au point ; en haut, un peu trop bas. — II, fibre libérienne de Nérion ou Laurier-Rose (coupe longitudinale). — III, vaisseau de bois de Pin (*Pinus sylvestris*), de face avec la striation interne (*b*) ; *a*, paroi (Correns).

diaire, aux croisements des lamelles claires avec les lamelles sombres. Mais remarquons que chacun de ces prismes, considéré dans toute l'épaisseur de la membrane, est alternativement brillant et terne, comme l'indique la striation concentrique (fig. 34) ; ce sont d'ailleurs ces prismes qu'accuse la triation transverse (fig. 26, II).

Les trois striations de la membrane rappellent les trois directions de clivage de cristaux, comme le carbonate de calcium.

Remarques. — Il peut se faire qu'il n'y ait qu'un seul système de stries longitudinales obliques (fig. 27, *a*), au lieu de deux croisés ; c'est le cas pour les vaisseaux aréolés du bois des Conifères (Pin, Mélèze, fig. 31, III), où les stries sont inclinées à 50-60 degrés sur l'axe, et où les bandes claires et sombres offrent sensiblement la même épaisseur, mais sont moins nettement séparées que dans les fibres.

Il arrive aussi que les stries longitudinales soient parallèles à l'axe (fig. 26, IV), comme dans l'épiderme de la Jacinthe et d'autres Liliacées : dans ces plantes, la striation transverse, assez rare ailleurs, est fort nette (fig. 26, III).

Ajoutons que si les diverses striations sont normalement dues à l'inégale répartition de l'eau, elles peuvent provenir aussi d'épaississements un peu plus marqués au niveau des bandes sombres, comme c'est précisément le cas pour les vaisseaux des Conifères (fig. 42).

Propriétés de la membrane. — Outre les propriétés précédemment indiquées, ajoutons que la membrane cellulosique est *biréfringente*, surtout quand elle est incrustée de principes tanniques. Son coefficient de dilatation, déterminé par exemple dans les fibres du bois, est plus grand suivant le rayon que suivant l'axe de ces éléments, et il en est de même de son pouvoir absorbant pour l'eau. Aussi, les fibres imbibées d'eau sont-elles plus courtes que les fibres sèches, ce que l'on peut vérifier sur une corde de Chanvre, qui en effet se raccourcit notablement

à l'humidité. Inversement, les fibres, en se desséchant, se rétrécissent proportionnellement plus suivant leur épaisseur que suivant leur longueur, ce qui assure notamment la déhiscence des fruits (voy. *Fruit*).

Modifications de la membrane. — En s'adaptant à des fonctions spéciales, telles que le soutien, la protection, etc.,

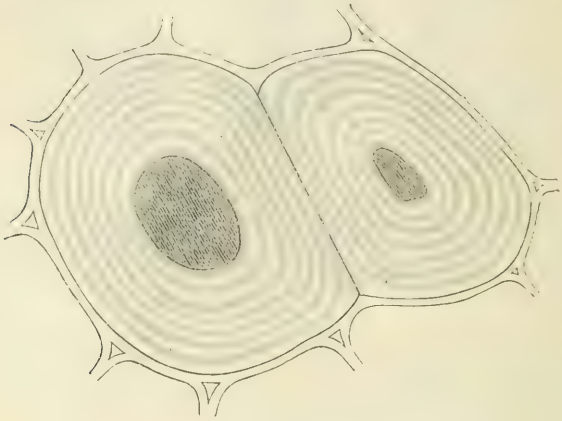


Fig. 34. — Coupe transversale de deux fibres libériennes du Dioon (*D. edule*, Cycadée), montrant les couches concentriques claires et sombres de la paroi et la cavité axile étroite (gr. : 400).

la membrane cellulosique normale éprouve des changements importants d'aspect et de composition.

Il y a lieu de distinguer trois cas : 1° tantôt la membrane primitivement cellulosique *se transforme* plus ou moins complètement, au cours du développement, en un corps nouveau ; ces transformations sont la *cutinisation*, la *subérification* et la *gélification* ; 2° tantôt la membrane normale *s'incruste* simplement de principes organiques ou minéraux, qu'il est possible d'en extraire en respectant la cellulose : il y a alors *lignification*, *cérification* ou *minéralisation* ; 3° enfin la membrane peut *s'épaissir par adjonction de couches nouvelles* de substances, qui ne lui appartiennent pas en propre, par exemple des couches de mucilage ou même de cellulose de réserve (voy. *Graine*) ; il y a alors *apposition*.

1° Cutinisation. — Cette transformation intéresse notamment la face libre des cellules de l'épiderme, ou assise superficielle de la tige et des feuilles, ainsi que la membrane des

cellules entièrement isolées, comme les grains de pollen (voir *Pollen*), les spores, etc.

La couche périphérique de la membrane (fig. 208, *a'*), primitivement cellulosique, se convertit ici pendant le développement en une substance ternaire nouvelle, la *cutine*, beaucoup moins oxygénée que la cellulose pure et remarquable par sa grande imperméabilité.

Dans l'épiderme (fig. 35), cette transformation, liée à la protection de la plante, ne s'accomplit complètement que

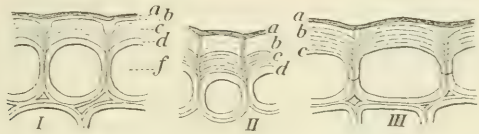


Fig. 35 à 37. — Types de membranes épidermiques. — I, épiderme de la feuille d'Hellébore (*H. viridis*) ; *a*, cuticule ; *b*, couche cuticulaire (ici peu épaisse, sauf en face des cloisons) ; *c*, couche cellulosique ; *d*, *id.*, la plus jeune ; *f*, cavité cellulaire. — II, épiderme de la feuille du Nérion (*Nerium oleander*) ; *b*, *c*, couche cuticulaire différenciée en deux zones. — III, épiderme d'un entrenœud de Gui ; *b*, *c*, couche cuticulaire, sans membrane cellulosique limitante interne (Gr. : 300) (Dippel).

dans la couche la plus externe (*a*) de la paroi libre des cellules : la lame cutinisée, qui couvre de la sorte la tige et les feuilles, porte le nom de *cuticule*.

Au contraire, la couche la plus intérieure (I, *cd* ; II, *d*) de ces mêmes membranes reste d'ordinaire cellulosique. Quant à la zone moyenne (I, *b*), parfois dédoublée (II, *b*, *c*), elle est mixte, c'est-à-dire formée de cellulose plus ou moins imprégnée de cutine : on la nomme *couche cuticulaire*.

La cuticule se colore simplement en jaune par le chlorure de zinc iodé ou l'acide sulfurique iodé, et non en bleu comme la cellulose : elle fixe le vert d'iode, la fuchsine, etc. Sa résistance aux réactifs est remarquable : ainsi l'oxyde de cuivre ammoniacal, qui dissout la cellulose, ne l'attaque pas, et l'acide sulfurique difficilement : par contre, la potasse à chaud la dissout.

Pour *isoler la cuticule*, il suffit d'abandonner des feuilles (Chou) ou des fruits (Citrouille) à la putréfaction (*macération à froid*). Les tissus intérieurs se décomposent peu à peu par les Bactéries, notamment par le Bacille Amylobacter (voy. *Ferment butyrique*) ; seule, la cuticule subsiste, sous la forme d'une lame de parchemin. On peut opérer plus directement,

en traitant à chaud une feuille ou portion de feuille par l'acide nitrique, additionné de quelques cristaux de chlorate de potassium (réactif de Schulze), et en lavant ensuite à l'eau : c'est alors une *macération à chaud*.

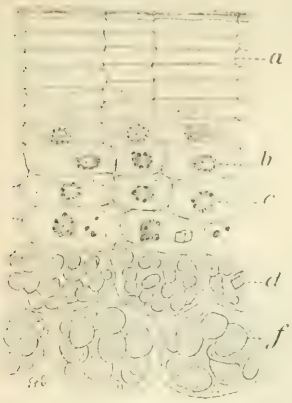


Fig. 38. — Coupe transversale de la couche périphérique du tubercule de Pomme de terre. — *a*, liège; *b* à *f*, parenchyme de plus en plus riche en amidon ; *b*, noyau avec couronne de leucites sans amidon ; *c*, leucites avec granule amylacé ; *d*, cristalloïde cubique ; *f*, amidon de réserve (leucites non apparents) (gr. : 300).

2° **Subérification.** — Dans cette seconde transformation, la cellulose se convertit en une substance élastique, ordinairement jaune ou rougeâtre, la *subérine*, et l'ensemble des cellules subérifiées n'est autre que le *liège* (fig. 38, *a*).

Le liège se constitue dans la zone périphérique de la tige et de la racine, notamment dans l'écorce; il forme par exemple la peau de la Pomme de terre.

Il est déjà très accusé dans le Pin, dans l'Orme âgé, où il forme des côtes saillantes de plus d'un centimètre d'épaisseur; mais il ne devient exploitable que dans le Chêne-liège (p. 343).

Par ses propriétés générales, la subérine se rapproche

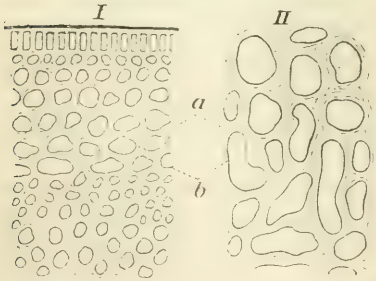


Fig. 39.

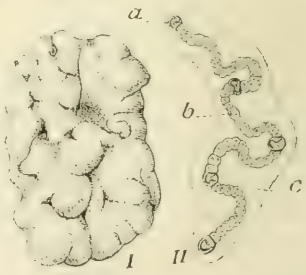


Fig. 40.

Fig. 39. — I, coupe transversale du thalle du Fucus vésiculeux (Algue brune). — II, portion grossie ; *b*, membrane ou lame cellulosique interne ; *a*, lame moyenne, gélifiée et gonflée (mucilage).

Fig. 40. — I, Nostoc entier. — II, filament de la même Algue dans sa gelée; *a*, hétérocystes ; *b*, cellules normales ; *c*, mucilage, dépendant de la membrane.

de la cutine ; le liège est du reste protecteur comme la cuticule, et, dans la tige, il remplace fonctionnellement

cette dernière, à mesure que l'épaississement du membre entraîne la rupture de l'épiderme.

3° **Gélification.** — Il y a gélification, quand la membrane se métamorphose, partiellement ou totalement, en une substance mucilagineuse, de nature essentiellement pectique, qui se gonfle au contact de l'eau, mais sans s'y dissoudre véritablement (Fucus, fig. 39, *a* et Nostoc, fig. 40, *c*).

C'est la gélification qui donne lieu à la formation des gommes et mucilages (p. 131) ; c'est elle aussi qui assure la dissociation des cellules, appelées à constituer les grains de pollen, les spores, et plus généralement les *cellules libres*.

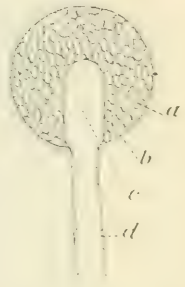


Fig. 41. — Sporange de Mucor (*M. Mucedo*). — *a*, spores ; *b*, membrane gélifiée, hérissée d'aiguilles d'oxalate de calcium ; *c*, columelle ; *d*, partie sup. du filament sporangifère redressé (gr. : 150).

Il arrive pourtant que la membrane gélifiée soit soluble dans l'eau. Quand, par exemple, un sporange de Mucor (Moisissure) arrive à maturité (fig. 41), l'addition d'une goutte d'eau entraîne aussitôt la dissolution de la membrane (*b*), et par suite la mise en liberté des nombreuses spores intérieures.

4° **Lignification.** — La lignification consiste dans l'incrustation de la membrane par un principe ternaire, la *lignine*, beaucoup plus riche en carbone que la cellulose, et qui lui communique une grande fermeté.

C'est à la lignification que le bois des arbres, le noyau des fruits (fig. 16), etc., doivent leur dureté.

Cette incrustation envahit la membrane totalement ou partiellement. Ainsi, dans le bois du Pin (fig. 42, 43), la couche la plus intérieure des membranes des vaisseaux reste cellulosique, et il en est de même dans les cellules allongées et épaissies ou *fibres* de la racine de Guimauve.

Les membranes lignifiées se colorent en jaune, comme la cuticule, en présence de chlorure de zinc iodé : la dissolution de phloroglucine dans l'acide chlorhydrique leur donne une teinte rouge. En outre, elles fixent énergiquement le vert d'iode, la fuchsine, etc.

5° **Cérification.** — La membrane épidermique de la plupart

des plantes terrestres est incrustée de principes cireux,

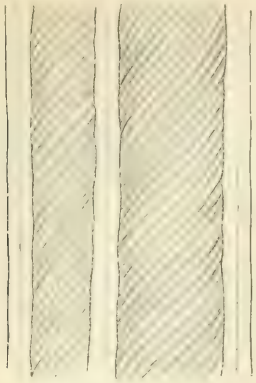


Fig. 42.

Fig. 43.

Fig. 42. — Vaisseaux du bois de Pin (*Pinus Laricio*), de face, montrant la striation oblique interne de la paroi lignifiée (gr. : 600).

Fig. 43. — Section transversale, montrant une ponctuation aréolée *a* (gr. : 600).

qui donnent aux feuilles, dans diverses espèces (Chou, Eucalypte), ou aux fruits (prune), leur apparence glauque.

Le revêtement cireux, souvent très apparent au microscope, l'est parfois à l'œil nu, par exemple dans le Palmier à cire des Andes, où l'on recueille ce produit pour l'employer aux mêmes usages que la cire d'Abeilles.

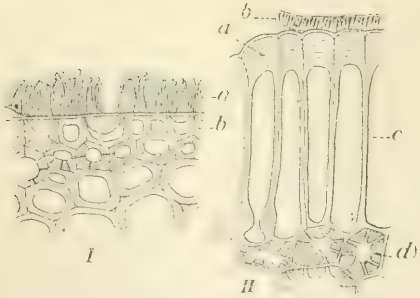


Fig. 44 et 45. — Exsudation de cire. I, coupe d'un entrenœud de Canne à sucre ; *a*, bâtonnets de cire ; *b*, épiderme sclérifié. — II, coupe d'une feuille de *Klopstockia cerifera ; a*, cuticule ; *b*, partie inférieure de la couche lamelleuse épaisse de cire ; *c*, épiderme ; *d*, hypoderme scléreux (gr. : 250) (De Bary).

Par son imperméabilité, la cire préserve des atteintes de l'eau les organes qu'elle recouvre et complète ainsi le rôle de la cuticule : l'eau ne fait que glisser à la surface des feuilles cireuses, sans les mouiller (Chou).

La cire se présente tantôt en manière de revêtement continu, composé de lamelles superposées (fig. 44, II, *b*), isolables par le grattage (Céroxyle ou Palmier à cire), tantôt sous forme

de granulations microscopiques, parfois réunies à la surface en petits amas verruqueux (tige des Eucalyptes), tantôt enfin à l'état de petits bâtonnets, rectilignes ou ondulés (fig. 44, I, *a*), exsudés de l'épiderme (Canne à sucre).

6° **Minéralisation.** — L'incrustation minérale est ordinairement due au calcaire, à la silice, ou à l'oxalate de calcium.

a) *Calcification.* — La calcification est particulièrement remarquable dans certaines Floridées (Algues roses), comme la Coralline officinale (fig. 46), dont les petites touffes articulées sont si bien incrustées de carbonate de calcium que la plante en acquiert une consistance ferme.

Fig. 46. — Coralline officinale, Floridée calcifiée (grand. nat.).

Dans le Figuier (*Ficus elastica*), vulgairement Caoutchouc, dans la Pariétaire, la calcification, au lieu d'être générale, se trouve localisée dans les formations connues sous le nom de *cystolithes* (fig. 47).

Pour constituer un cystolithe, une cellule épidermique agrandie de la feuille (fig. 48, *a*) développe en un point de sa paroi une sorte de cordon cellulosique (fig. 49, *b*, et 50, *h*), qui bientôt se dilate dans la cavité cellulaire en un corps ovoïde, à surface mamelonnée (fig. 47), et c'est dans l'épaisseur de ce renflement que se dépose le carbonate de calcium, sous forme de petits cristaux aiguillés, disposés par groupes ou mâcles.

Le contact d'un acide provoque une effervescence, et à mesure que le calcaire est attaqué, l'amas cellulosique reparaît, colorable par les réactifs, avec ses couches concentriques d'épaississement (fig. 51), ainsi que des canalicules radiaires.

Chez diverses plantes aquatiques, comme le Potamot (fig. 672), la Naïade, la calcification, au lieu de résulter, comme dans le cas précédent, d'une sorte de sécrétion, provient de la dissociation du bicarbonate de calcium ambiant, en anhydride carbonique, assimilé par les tissus verts, et

carbonate neutre de calcium, qui couvre et incruste la plante (voy. *Assimilation*).

Elle dépend d'ailleurs de la nature de la plante considérée : ainsi, les Spirogyres (fig. 9, *d*), Algues vertes filamenteuses,

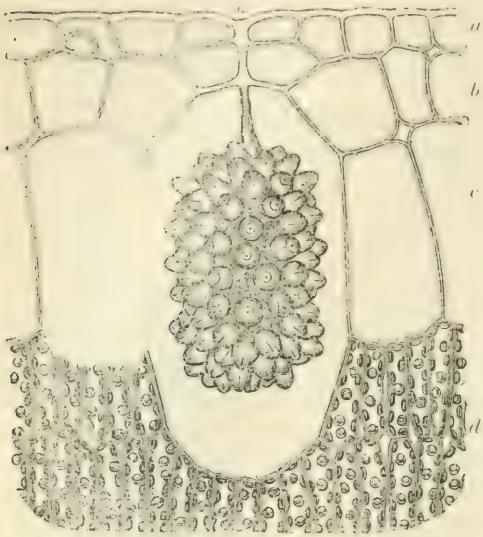


Fig. 47.

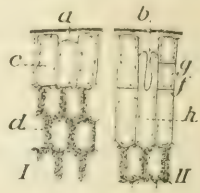


Fig. 48. Fig. 49.

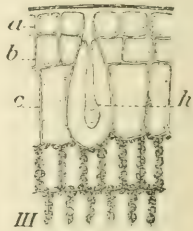


Fig. 50.

Fig. 47. — Cystolithe dans une cellule de l'épiderme composé (*a-c*) de Figuier (*Ficus elastica*) (feuille) ; *a*, épiderme proprement dit ; *b*, *c*, parenchyme aquifère ; *d*, parenchyme palissadique.

Fig. 48 et 49. — I, II, premiers stades du développement ; *a*, épaississement de la paroi ; *b*, le même, avec début du cystolithe dans la cellule épidermique *h*, agrandie et restée simple ; *c*, épiderme simple ; *f*, *g*, première et seconde cloisons, donnant l'épiderme composé ; *d*, parenchyme palissadique.

Fig. 50. — Stade plus avancé ; *a*, *b*, *c*, épiderme composé ; *h*, cordon cellulosique avec couches concentriques, non encore calcifié (gr. : 200).

qui peuvent vivre dans l'eau douce, côte à côte avec les Potamots, n'offrent jamais de revêtement calcaire.

b) *Silicification.* — La silice se dépose ordinairement dans les membranes sous forme de granulations microscopiques, qui subsistent intactes après la calcination de la plante.

La silification la plus remarquable est celle des Diatomées (fig. 52). Algues unicellulaires d'eau douce : leur membrane est si fortement incrustée de silice qu'après la décomposition des principes organiques de leur corps microscopique subsiste une carapace, de même taille que la cellule vivante et ornée des mêmes sculptures qu'elle. Le sable blanc fossile,

connu sous le nom de *tripoli* ou *diatomite* n'est pas autre chose qu'une agglomération de squelettes siliceux de Diatomées.

Les Prêles, plantes des terrains humides (voy. *Equisétinées*), doivent à la grande silicification de leur cuticule d'être employées à polir le bois et les métaux; l'incrustation y est même parfois si prononcée que la plante ne change pas de forme pendant la calcination (P. des champs).

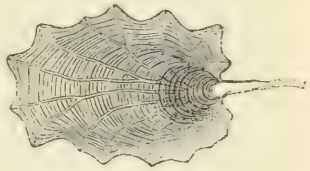


Fig. 51. — Cystolithe décalcifié par l'acide acétique, montrant les couches concentriques et les canalicules radiaires de la cellulose (Gr. : 200).

Citons encore, comme fortement silicifiées, les feuilles tranchantes des Roseaux (Phragmite) et de diverses autres Graminées (Blé, Maïs).

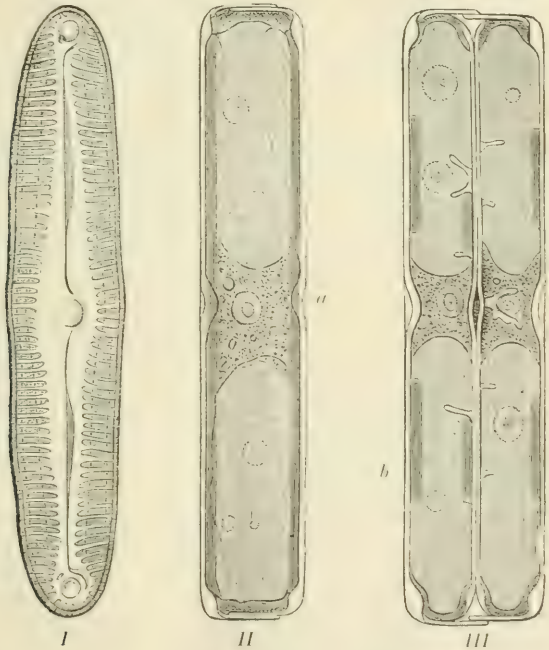


Fig. 52 à 54. — Pinnulaire verte, Diatomée (gr. : 100). — I, de face, montrant les ornements de la membrane silicifiée. — II, de profil, montrant les deux valves de cette même membrane, emboîtées l'une dans l'autre; *a*, protoplasme et noyau; *b*, chloroleucites (quatre bandes brunâtres). — III, la même, après accroissement de la cellule, par écartement des deux valves de la membrane, puis formation d'une cloison médiane, doublement incurvée en haut et en bas. Les deux individus ainsi constitués se séparent ensuite par gélification de la lame moyenne de la cloison médiane.

Notons enfin le dépôt de *nodules de silice* dans la cavité cellulaire même, chez divers Palmiers, Scitaminées, etc. (p. 158, fig. 192).

c) *Incrustation d'oxalate de calcium.* — L'épiderme de diverses plantes renferme, comme substance incrustante, de

Fig. 55. Fig. 56.

Fig. 55. — Fibre de *Welwitschia*, incrustée d'oxalate de calcium.

Fig. 56. — Epiderme de la feuille du Mésembryanthème (*M. stramineum*). *a*, cuticule ; *b*, couche cuticulaire ; *c*, couche cellulosique, parsemée d'oxalate de calcium ; *d*, cavité cellulaire (gr. : 200) (Solms-Laubach).

petits cristaux d'oxalate de calcium. Dans la Joubarbe (fig. 184), ainsi que dans d'autres plantes grasses, ce sont de petits prismes (fig. 56, *c*), disposés surtout en dedans de la cuticule ; ailleurs, des cellules profondes du corps (fig. 175), des fibres (fig. 55) offrent la même incrustation.

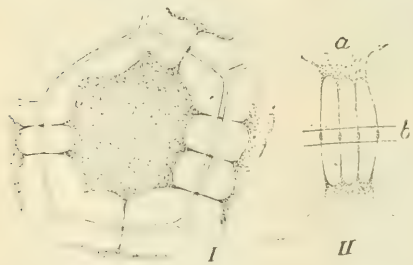


Fig. 57 et 58. — I, cellule de méristème du Houblon (*Humulus Lupulus*), à protoplasme contracté. — II, membrane cellulosique du parenchyme foliaire du Gui ; *a*, protoplasme contracté ; *b*, membrane. — Les membranes paraissent traversées par des filaments protoplasmiques (Kienitz-Gerloff).

Dans la membrane des sporanges du Mucor (fig. 41, *b*), de très courtes aiguilles d'oxalate hérissent la surface et sont entraînées à la maturité avec la gelée soluble, qui résulte de la liquéfaction de la membrane (p. 29).

Communications protoplasmiques. — Chez diverses plantes phanérogames (Phytéléphant, Houblon, Gui), ou cryptogames (Polypode, Ophioglosse), le corps protoplasmique de chaque cellule, au lieu d'être complètement isolé de ses voisins, selon la règle ordinaire, semble communiquer avec ces derniers par des trabécules filamenteux très délicats, qui prennent le contact de ceux des cellules adjacentes au niveau des ponctuations de la membrane, ponctuations qui seraient perforées.

Pour mettre en évidence ces *communications protoplasmiques* (fig. 57, 59), il suffit de colorer à l'éosine une coupe mince de racine d'Ophioglosse, préalablement traitée par l'acide sulfurique convenablement con-

centré, qui gonfle les membranes (fig. 59; fig. 60, *b*) et facilite l'observation microscopique.

Il faut remarquer que les rapports des protoplasmes adjacents se limitent à des contacts : qu'*il n'y a pas continuité* de substance, *mais seulement contiguïté*.

L'individualité de la cellule, et par suite son aptitude à la différenciation, subsistent donc entières dans ces plantes, comme dans celles dépourvues de communications.

Du reste, si les communications paraissent évidentes dans certaines préparations; dans d'autres, et pour les mêmes plantes, une mince lame

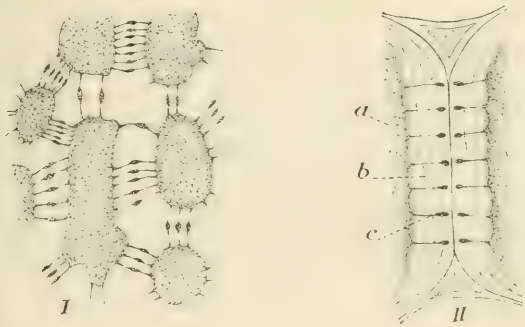


Fig. 59 et 60. — I, parenchyme de Nérion (*Nerium oleander*), à membranes (en blanc) gonflées par l'acide sulfurique ; on voit les communications des corps protoplasmiques, renflées au milieu de la cloison. — II, paroi cellulaire gonflée du rhizome du Polypode (*P. vulgare*) ; *a*, protoplasme ; *b*, lamelles de la membrane ; *c*, ponctuations, allongées en canalicules, à cause du gonflement, non en communication avec celles de la cellule contiguë. (*Cette coupe faite plus obliquement aurait pu donner l'illusion de communications protoplasmiques, comme I*) (Kienitz-Gerloff).

séparatrice (fig. 60, II) peut être discernée au fond des ponctuations, et l'on se demande dès lors si l'apparente continuité n'est pas due simplement à l'obliquité trop grande de la coupe, par rapport à la membrane sectionnée ; car cette obliquité entraîne au microscope la projection des filaments protoplasmiques des ponctuations les uns sur les autres et donne alors l'illusion de la continuité.

Les tubes criblés (fig. 261), qui, chez les plantes vasculaires, conduisent aux lieux d'emploi les principes plastiques élaborés par les organes verts, offrent au contraire un exemple certain de communications protoplasmiques (p. 203).

CHAPITRE II

PROPRIÉTÉS DE LA SUBSTANCE VIVANTE

1. — Propriétés du protoplasme. — La substance vivante est douée de *nutrilité* ou faculté de se nourrir, de *motilité* ou faculté de se mouvoir, d'*irritabilité* ou faculté de réagir aux impressions, enfin d'*évolutilité* ou faculté de développement.

Ces diverses propriétés se traduisent : la première par la *nutrition*, la seconde et la troisième par des *mouvements*, la quatrième enfin par l'*évolution*.

1° Nutrition du protoplasme. — La nutrition, manifestation de la nutrilité et fonction fondamentale de la cellule végétale, se résume en deux actions antagonistes : l'*assimilation* ou *nutrition proprement dite*, et la *désassimilation* ou *dénutrition*.

a Assimilation. — L'*assimilation* consiste dans l'incorporation au protoplasme de l'ensemble des substances qui composent son *aliment*. Ce travail de synthèse, qui aboutit à communiquer la vie à un ensemble de matériaux jusque-là inertes, représente la fonction créatrice par excellence, la *vie pure*. On voit tout de suite que l'assimilation est la condition de la *croissance* du corps.

Il y a lieu de distinguer : l'assimilation *totale* ou *directe* et l'assimilation *partielle* ou *indirecte*.

L'assimilation *directe* comprend l'organisation de nouvelles particules protoplasmiques, exclusivement aux dépens d'aliments minéraux (anhydride carbonique et sels terrestres) : l'exercice de cette fonction est étroitement subordonné à la présence de la *chlorophylle* et à l'intervention de la *lumière*, la chlorophylle agissant comme fixateur de l'énergie solaire, indispensable à l'accomplissement du phénomène.

L'assimilation *indirecte* s'exerce au contraire sur un ensemble d'aliments dont l'un tout au moins, l'aliment car-

boné, se trouve déjà sous la forme organique. C'est le cas pour les plantes ou portions de plantes dépourvues de chlorophylle (Champignons, racines.... , ainsi que pour les plantes vertes actuellement soustraites à l'action de la lumière. Le protoplasme des Champignons, par exemple, peut bien se nourrir des sels minéraux terrestres (nitrates, phosphates...), comme une cellule verte insolée : mais il est incapable de s'incorporer l'anhydride carbonique. Il résulte de là que l'aliment carboné organique (sucre, acide tartrique...), indispensable à la vie de ces végétaux, procède nécessairement d'une assimilation antérieure d'anhydride carbonique par une plante verte.

b Désassimilation. — Le phénomène de la désassimilation ou dénutrition, antagoniste du précédent, consiste en une décomposition graduelle des matières protoplasmiques, qui s'effectue notamment avec l'aide de l'*oxygène* absorbé par la plante, ou élaboré par elle, ce dernier cas étant celui des plantes vertes exposées à la lumière (voy. *Assimilation*).

La décomposition organique donne lieu à l'*énergie*, nécessaire à l'accomplissement des travaux intérieurs (*synthèses...*). Elle se traduit par la formation de composés de complexité variable, les uns azotés (asparagine, p. 96), d'autres ternaires (huile, hydrates de carbone, p. 103), ou binaires (anhydride carbonique).

De ces produits, les uns sont réassimilables, les autres représentent des *déchets* ou *produits d'excrétion*.

Si la fixation d'oxygène et la production corrélative d'anhydride carbonique, en un mot la respiration, phénomène fondamental de la vie, se trouvent tout entières comprises dans le processus plus vaste de la dénutrition, il faut bien remarquer que d'autres décompositions de principes protoplasmiques peuvent s'accomplir *indépendamment de toute intervention d'oxygène libre*, par exemple par simple dédoublement ou par hydratation.

Les produits de décomposition de la molécule vivante végétale sont, dans leur ensemble, comparables à ceux qui résultent de la dénutrition au sein de la cellule animale, l'asparagine, par exemple, ayant son équivalent dans l'urée, les corps gras et l'anhydride carbonique se produisant de part et d'autre.

Seulement, chez les végétaux, la majeure partie de ces produits restent utilisables par le protoplasme, qui les emmagasine transitoirement à l'état de réserves sucrés.... . Seul,

l'anhydride carbonique est directement rejeté dans le milieu ambiant et représente comme tel un déchet, une excrétion, la seule gazeuse, et encore faut il faire exception pour la plante verte insolée, qui le réassimile, à mesure qu'elle le produit. Par contre, les déchets solides ou liquides (oxalate de calcium, fig. 20, résines... restent indéfiniment emprisonnés à l'intérieur de la plante, tandis que chez les animaux ils sont éliminés hors du corps, sous forme de bile, d'urine, etc.

La dénutrition végétale offre encore cet autre caractère de n'être normalement accompagnée que d'une émission insignifiante d'*énergie calorifique* ou *chaleur*, tant les phénomènes d'oxydation y sont subordonnés aux phénomènes endothermiques de réduction (synthèses...). Ce n'est qu'à certaines phases de la vie de la plante (germination, floraison) que la calorification devient nettement appréciable (voy. *Chaleur*).

Ainsi, le jeu des forces de vie, qui se traduit par la nutrition du protoplasme végétal, se résume dans une incessante agrégation de matières inertes, portées graduellement à l'état protoplasmique, et dans une décomposition simultanée des molécules vivantes, issues d'un travail d'assimilation antérieur; de là, sous une apparente fixité, la grande instabilité de la matière vivante. Tant que l'être grandit, l'assimilation l'emporte dans le complexe des deux phénomènes élémentaires: quand il entre en dégénérescence, comme dans les feuilles au moment de leur chute automnale, c'est au contraire la dénutrition qui devient prépondérante.

2° Mouvements du protoplasme. — Le second attribut essentiel du protoplasme est sa faculté de *mouvement*.

Il y a lieu de considérer ces mouvements : 1° dans le protoplasme *inclus dans une membrane cellulosique ;* 2° dans le protoplasme *libre*.

a) Mouvements du protoplasme inclus. — Parmi les objets favorables à l'observation des *mouvements intracellulaires*, on peut citer les feuilles de Sagittaire et d'Elodée du Canada, deux plantes aquatiques très communes; celles de la Vallisnérie : puis les tubes polliniques; les poils de la Courge (fig. 61) et ceux des étamines du Tradescantia (fig. 21); enfin les tubes sporangifères des Mucors et autres Moisissures (fig. 41).

Les mouvements protoplasmiques consistent, soit en une *circulation* lente et irrégulière des granulations vivantes au

sein des mailles du réseau hyalin fondamental, soit en une *rotation* générale dans la couche plasmique périphérique, auquel cas le noyau et les corps chlorophylliens, par eux-mêmes dépourvus de motilité, peuvent être entraînés par le courant. La circulation et la rotation commencent à devenir appréciables, dès l'âge encore embryonnaire où le protoplasme offre une structure nettement vacuolaire; mais ces mouvements ne sont pas nécessairement permanents.

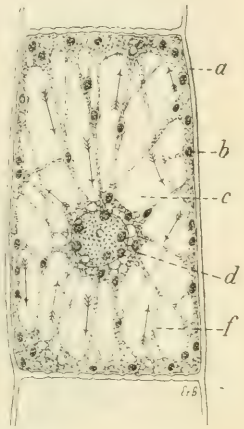


Fig. 61. — Cellule d'un poil de Courge. — *a*, membrane ; *b*, couche protoplasmique pariétale avec chloroleucites ; *c*, suc cellulaire ; *d*, noyau entouré de protoplasme finement vacuolaire ; *f*, bandelettes protoplasmiques. Les flèches indiquent le sens du mouvement des granulations protoplasmiques (gr. : 700).

En examinant au microscope une coupe fraîche d'une feuille de Sagittaire, ou encore directement l'épiderme d'une feuille intacte d'Elodée, on est frappé d'abord du mouvement actif de circulation des granules au sein des bandelettes protoplasmiques, mouvement bientôt assez rapide pour entraîner les chloroleucites; après quoi survient le courant rotatif.

De même, dans les tubes sporangifères intacts des Mucors (fig. 41, *d*), on observe, le long de la couche pariétale de protoplasme, plusieurs courants longitudinaux de granules, les uns ascendants, les autres descendants, régulièrement alternes.

Il peut se faire que, dans une coupe fraîche, le mouvement ne commence à se manifester qu'au bout de quelques minutes (tige de Tradescantia : si alors une nouvelle coupe de l'organe, pratiquée au bout de ce temps, à la suite de la précédente, montre immédiatement le mouvement de circulation, on en conclut que, dans l'organe intact, le protoplasme était tout d'abord au repos, et que le mouvement a été *provoqué* par la section.

Les mouvements protoplasmiques sont sous la dépendance étroite de la température. Pour l'Elodée, la température la plus favorable à leur manifestation, en un mot l'*optimum thermique*, est de 37° ; ils cessent à 42°. Les anesthésiques (éther, chloroforme) abolissent les mouvements.

La lumière, dépouillée des radiations calorifiques qu'elle

renferme, n'exerce pas d'action appréciable sur leur intensité ; mais elle agit sur leur direction (voy. *Mouvements*). Les courants électriques continus, et surtout les courants induits, ralentissent, puis abolissent plus ou moins vite les mouvements.

Quand le corps protoplasmique est fragmenté par voie de plasmolyse ou par rupture de la cellule (fig. 22), le mouvement se poursuit aussi bien dans les parcelles dépourvues de noyau que dans celle qui contient cet organite.

b) Mouvements du protoplasme libre. — Quand la substance vivante n'est pas limitée par une membrane cellulosique,

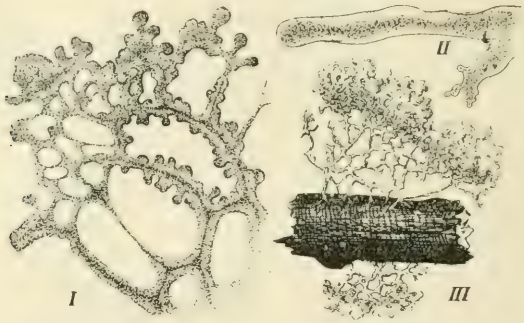


Fig. 62 à 64. — Myxomycète. — I, plasmode de Didyme (*Didymium leucopus*). — II, rameau isolé (protoplasme plus dense au centre) (gr. : 150). — III, la plante entière sur un fragment de bois mort (gr. nat.) (Cienkowski).

on constate, indépendamment du mouvement intime précédent, un mouvement extérieur ; il y a, en un mot, *locomotion*.

Tantôt c'est alors la masse entière du corps qui se meut ; tantôt ce sont simplement des prolongements déliés de protoplasme ou *cils vibratiles* : de là la distinction du *mouvement de locomotion générale* et du *mouvement ciliaire*.

Un exemple remarquable de *locomotion générale* est offert par les Myxomycètes (fig. 62). Champignons gélatineux, dont le corps consiste uniquement en une masse de protoplasme en forme de réseau, parsemée de noyaux, sans enveloppe cellulosique ; en un mot, un *plasmode*.

Le genre *Æthalium*, par exemple, qui vit sur le tan, forme des lames réticulées irrégulières, jaunâtres, atteignant parfois la largeur de la main ; le genre *Didymium* (fig. 62, III) vit sur le bois mort. Quand la température et l'humidité sont favorables, on constate, outre les courants de granules dans les bandelettes plasmiques (fig. 62, II), une déformation des

mailles, ainsi que du contour général. En deux points opposés d'une maille, par exemple, la substance protoplasmique s'accumule et forme deux saillies, d'ailleurs rétractiles, qui vont à la rencontre l'une de l'autre et ajoutent ainsi une nouvelle bandelette au plasmode. De même, à la périphérie, la masse vivante s'avance en certains points, se rétracte en d'autres, et le corps entier exécute un mouvement lent de translation, une sorte de reptation. Cette locomotion, qui rappelle de tout point celle des Amibes, Protozoaires unicellulaires, est dite *locomotion amiboïde*.

La *locomotion ciliaire* du corps entier se rencontre chez diverses Algues simples, parfois très agiles (Euglènes, fig. 146) ; elle caractérise aussi les zoospores (fig. 11, *h*) et les gamètes mâles (*anthérozoïdes*) des Cryptogames.

Remarquons dès maintenant que la plante peut être douée de locomotion, *bien que revêtue d'une membrane de cellulose* ; témoin un grand nombre de Bactériacées, etc. (voy. *Mouvement*). Toutefois, dans la généralité des plantes, les membranes cellulosiques sont assez résistantes pour détruire la résultante externe des mouvements élémentaires.

3° Irritabilité du protoplasme. — Doué, comme on vient de le dire, de motilité, le protoplasme modifie la forme de son mouvement ou sort de l'état de repos sous diverses *influences excitatrices* (contacts, variations thermiques...), et les mouvements normaux ne doivent être considérés eux-mêmes que comme la réaction opposée par la substance vivante aux excitations incessantes qui lui viennent du milieu environnant (suc, atmosphère), ces excitations à leur tour résultant des *variations de composition* de ce milieu.

La réaction qu'oppose ainsi le protoplasme aux impressions du dehors témoigne de son *irritabilité* ou *excitabilité*.

On étudiera ultérieurement les excitants et leurs effets (voy. *Irritabilité*).

4° Évolution du protoplasme. — Au cours de son existence, le protoplasme et le noyau, et par suite la plante entière, traversent dans un ordre déterminé un certain nombre de stades d'organisation, qui caractérisent l'*évolution* ou *développement*.

Que le germe primordial de la plante considérée soit un œuf ou une spore (p. 5), la cellule unique que représente ce germe (fig. 65, I), et qui renferme en puissance la plante adulte, s'orga-

nise successivement en embryon (II-IV), puis en plante complète, grâce à une *multiplication cellulaire* répétée, suivie de *différenciation* progressive des cellules issues de la multiplication.

Lorsque ces phases de grande activité organisatrice sont épuisées, tôt ou tard la plante dépérit, par suite de la prépondérance des puissances décomposantes : après quoi elle meurt.

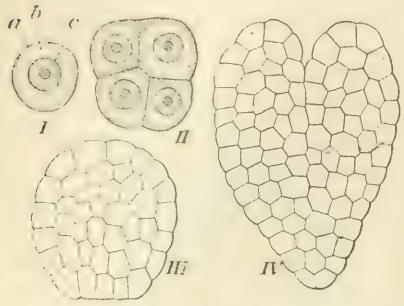


Fig. 65. — Premiers stades du développement de la plante. — I, œuf ; *a*, membrane ; *b*, protoplasme ; *c*, noyau. — II, embryon quadricellulaire (gr. : 500). — III, embryon plus avancé encore homogène. — IV, ébauche cellulaire de la radicule, de la tigelle et des deux premières feuilles (cotylédons) (gr. : 200).

La décomposition bactérienne s'empare ensuite du corps inerte et restitue au milieu ambiant, grâce à une dissociation progressive, les éléments pondérables que les forces de vie avaient pour un temps assemblés : le carbone, en particulier, retourne dans l'atmosphère sous son état premier d'anhydride carbonique.

Hérédité. — Le développement de l'œuf ou de la spore en un organisme semblable à celui dont procèdent ces corpuscules générateurs suppose l'existence, dans ces derniers, sous forme de principes pondérables actifs, de l'ensemble des propriétés de cet organisme, propriétés qui s'épanouissent ensuite lentement au cours du développement. Le germe est, en un mot, doué d'*hérédité ;* il porte en lui la trace des transformations qu'a éprouvées sa race dans le cours des temps, et il les transmet à l'être qu'il est chargé de constituer.

Il faut remarquer ici que cette remarquable faculté n'est pas spéciale aux spores et aux œufs : toutes les cellules du corps adulte y participent à un degré plus ou moins marqué. L'enracinement d'une bouture de Saule, par exemple, implique évidemment le souvenir latent des propriétés héréditaires, dont l'intervention est nécessaire pour constituer une racine, et il suffit, on le voit, du sectionnement du rameau appelé à servir de bouture et d'une humidité suffisante, pour mettre en jeu les puissances expansives, jusque-là sommeil-

lantes, et distraire les cellules excitées de la vie purement nutritive à laquelle elles avaient jusqu'alors consacré leur activité.

2. — Propriétés du noyau. — Comme le protoplasme, le noyau est doué de la faculté de *s'accroître*, et lorsque sa taille atteint une certaine limite, il se *divise* (p. 47), à moins que le développement du corps ne soit achevé au point considéré.

S'il est reconnu que le noyau est indispensable à la manifestation prolongée de la vie du protoplasme, par contre, on n'est encore que peu renseigné sur ceux des phénomènes cellulaires, qui exigent plus spécialement l'intervention du noyau.

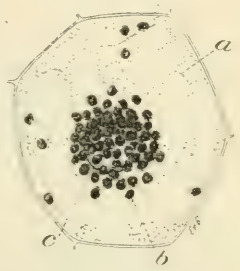


Fig. 66. — Cellule du péricarpe du Haricot (*Phas. vulgaris*). *a*, réseau protoplasmique ; *b*, grains d'amidon, ayant entièrement rempli le chloroleucite ; *c*, noyau (gr. : 800).

1° Absence de produits de nutrition dans le noyau. — Ce qui frappe d'abord dans l'étude du noyau, c'est l'*absence des produits caractéristiques de la vie nutritive*, comme l'amidon, les corps gras, etc., qui sont en effet toujours localisés dans le protoplasme ou dans les plastides ; tout au plus rencontre-t-on dans certains noyaux des cristalloïdes protéiques (p. 85).

Cela ne veut pas dire que le noyau n'exerce aucune influence sur les phénomènes purement végétatifs. C'est ainsi que fréquemment les corps chlorophylliens ou les leucites incolores, qui élaborent l'amidon, se montrent étroitement groupés en couronne autour du noyau ou même le recouvrent entièrement (fig. 66), tandis qu'ils sont moins nombreux et moins amylifères dans le reste du protoplasme.

2° Influence du noyau sur la croissance. — D'autre part, lorsqu'une membrane s'épaissit localement, c'est généralement contre la zone en voie d'épaississement que se porte le noyau. Par exemple, dans l'épiderme de certaines plantes (fig. 67), c'est contre la paroi extérieure, appelée à devenir plus épaisse que s'applique le noyau, et si cette paroi offre un épaississement local plus marqué, on le trouve en face de la future proéminence (Aloès verruqueux, fig. 67, I, *b*). On verra de même (p. 199) que, dans les poches secrétrices qui se constituent par *fonte*, cette dernière est précédée d'un épaississ-

sement et d'une gélification de la membrane, qui commencent au point même où se trouve le noyau (fig. 252, II, *a*).

Enfin, dans les poils radicaux en voie d'allongement, c'est vers le sommet, dans la zone de plus forte croissance en longueur, que réside fréquemment le noyau ; toutefois la présence de ce dernier organite n'est pas nécessaire à la formation même de la membrane (p. 19).

Le noyau exerce donc incontestablement une action sur les

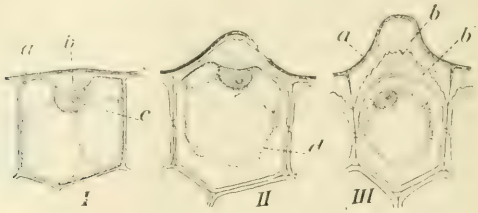


Fig. 67. — Cellule épidermique de la feuille d'Aloès (*Aloe verrucosa*). — I, jeune ; *a*, cuticule ; *b*, épaississement cellulosique interne ; *c*, noyau. — II, stade plus avancé ; *d*, protoplasme contracté. — III, état adulte ; *b*, couche cuticulaire épaissie ; *b'*, couche cellulosique (gr. : 400) (Haberlandt).

phénomènes de nutrition. Mais l'absence, dans cet organite, des produits typiques de la nutrition, et aussi les phénomènes frappants dont il est le siège lors de la formation des œufs, portent à le considérer plus spécialement comme le *véhicule des propriétés héréditaires*.

Toutefois, il est reconnu que l'œuf ne résulte pas seulement de la fusion de deux noyaux, mais encore de deux protoplasmes, et ce serait dépasser la limite des déductions permises que d'attribuer l'hérédité exclusivement au noyau.

3. — Conditions nécessaires à la manifestation de la vie. — La manifestation des propriétés inhérentes à la substance vivante exige deux conditions : la *radiation* et l'*aliment*.

1° Radiation. — Il faut, d'une part, la *radiation solaire*, tout au moins sa portion calorifique obscure (chaleur), et souvent, pour une vie de longue durée, à la fois la radiation obscure et lumineuse, ce qui est le cas des plantes vertes.

Mais l'énergie solaire n'agit utilement que si son intensité est comprise entre deux limites déterminées : il y a un *minimum* thermique (*t*), en deçà duquel la vie ne se manifeste pas sensiblement et finit par être abolie, et un *maximum* thermique

(T. au delà duquel la mort survient pareillement ; entre ces deux températures critiques se trouve quelque part un *optimum* de température (θ), correspondant au plus grand épanouissement de l'activité vitale, activité mesurée par exemple par la croissance (fig. 68).

Les minimum, maximum et optimum thermiques ou lumineux varient non seulement d'une plante à une autre, mais encore dans une plante donnée avec l'âge, etc. On citera ultérieurement des exemples de ces variations (voy. *Germination*).

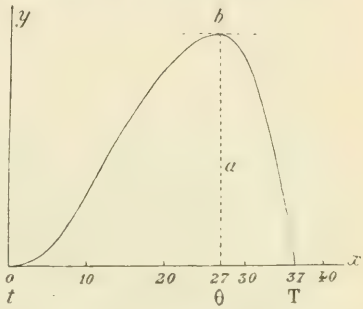


Fig. 68. — Courbe représentative de l'influence de la température sur la croissance ; *ox*, températures ; *oy*, accroissements ; *t*, θ, T, températures critiques ; *a*, ordonnée maxima correspondant à θ. — 0°,27°, 37°, températures critiques pour la germination de la Moutarde.

2° Aliment. — Il faut, d'autre part, pour assurer la permanence de la plante, un *aliment complet*, c'est-à-dire un ensemble approprié de corps pondérables, nécessaires à la régénération de la matière vivante (voy. *Aliment*).

Vie active ; vie latente. — La vie est dite *active* ou *manifestée*, quand les deux précédentes conditions sont satisfaites simultanément : elle est *latente*, en l'absence de l'une ou l'autre d'entre elles (graines mûres, tubercules, spores...).

C'est ainsi que, faute d'eau, aliment essentiel, une graine mûre demeure incapable de manifester sa vie, bien que toutes les autres conditions d'aliment, ainsi que la condition de radiation, soient remplies : elle ne respire pas sensiblement, ne grandit pas ; son protoplasme n'est animé d'aucun mouvement. De même, les plantes réviviscentes, comme l'Anastatice (Rose de Jéricho, voy. *Croissance*), offrent toutes les apparences de corps inertes, tant qu'elles restent à l'état desséché.

La vie latente admet, d'ailleurs, des *causes internes*. C'est ainsi que, dans les régions où le climat reste doux toute l'année, diverses plantes passent par une période de vie sommeillante, exactement comme les arbres de nos régions à l'approche de l'hiver ; d'autre part, nombre d'espèces ne fleurissent bien, même dans les meilleures conditions ambiantes, que pendant la période d'hiver (Hellébore).

CHAPITRE III

FORMATION DES CELLULES ET TYPES DE STRUCTURE DU CORPS

Définition. — Les cellules prennent naissance de trois manières principales : 1° par *multiplication* de cellules préexistantes, ce qui est le mode ordinaire ; 2° par *conjugaison* ou fusion de deux *gamètes*, c'est-à-dire de cellules de polarité inverse, le produit de la fusion se nommant *œuf* : c'est là proprement le phénomène de la reproduction, qui s'opère lui-même suivant plusieurs modes, selon les plantes (voy. *Algues*) ; 3° enfin par *rénovation*, mécanisme dont la formation des spores de diverses Thallophytes donne des exemples (Bactériacées, Vauchérie, Mucor ; voy. *Thallophytes*).

Considérons ici spécialement : la *multiplication cellulaire*, qui donne lieu à la *structure cloisonnée normale* ; puis, sommairement, la *structure cellulaire par association* et la *structure cellulaire dissociée* ; enfin la *structure continue*.

1. — Multiplication cellulaire : structure par cloisonnement. — La multiplication cellulaire, mécanisme par lequel se constitue la *structure cellulaire normale* ou *structure par cloisonnement*, est particulièrement nette dans l'embryon en voie de formation ; on peut l'observer aussi aux foyers de croissance de la plante adulte (sommet de la tige...).

Phases du phénomène. — Elles sont au nombre de trois.

1° Dans une première phase ou *phase de croissance* (fig. 69, I), le protoplasme, le noyau et la membrane s'accroissent par interposition de nouvelles particules entre les anciennes ; cet accroissement de la cellule est d'ordinaire très limité.

2° En second lieu, le noyau se subdivise en deux autres, qui s'éloignent l'un de l'autre : c'est la *phase de bipartition nucléaire* ou *caryokinèse* (fig. 69, II).

3° Enfin une cloison cellulosique, production du protoplasme, se constitue perpendiculairement à la ligne des centres

des noyaux (fig. 69. III, *c*), ce qui subdivise la masse protoplasmique en deux portions, pourvues chacune d'un noyau : c'est la *phase du cloisonnement cellulaire*.

Il se constitue ainsi, aux dépens de la cellule mère, deux cellules filles, pourvues des mêmes éléments, et qui passeront à leur tour par des phases semblables, à moins que le développement du corps ne soit achevé au point considéré.

Influence de la température, etc. — La multiplication cellulaire est nettement influencée par les conditions ambiantes, notamment par les

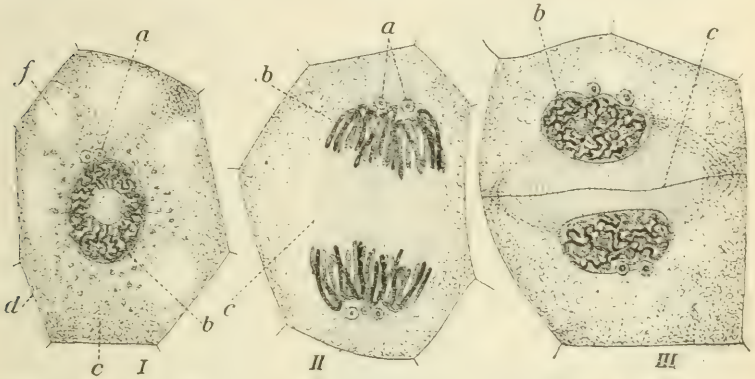


Fig. 69 à 71. — Phases de la multiplication cellulaire. — I, cellule encore simple ; *a*, sphères attractives ; *b*, noyau ; *c*, protoplasme ; *d*, membrane cellulosique ; *f*, vacuoles à suc. — II, *a*, sphère dédoublée ; *b*, chromosomes des deux nouveaux noyaux ; *c*, filaments du fuseau. — III, *b*, les deux noyaux constitués ; *c*, membrane cellulosique en voie de formation (gr. 400).

variations de température ou d'éclairement. Ainsi, dans certaines plantes, le cloisonnement n'a lieu que pendant la nuit (Spirogyre), si toutefois la température ne descend pas au-dessous d'une certaine limite, ce qui permet de retarder à volonté le phénomène ; dans d'autres espèces, au contraire, c'est seulement à certaines heures du jour.

Dans les poils staminaux du Tradescantia (fig. 21), la division du noyau est surtout active, en été, pendant les premières heures de l'après-midi ; ici encore, un refroidissement marqué entrave le phénomène.

Division du noyau. — Il convient maintenant d'étudier plus intimement le phénomène de la caryokinèse. Une seule et même coupe, pratiquée dans un foyer de croissance, et préalablement fixée et colorée, peut montrer toutes les phases de la division du noyau.

La division du noyau est annoncée et orientée par l'éloignement des deux *sphères directrices* (fig. 72. I. *a*), corpuscules qui accompagnent normalement le noyau au repos (fig. 18. *d*) :

en s'éloignant l'une de l'autre, ces sphères tracent en effet la direction suivant laquelle se sépareront les noyaux issus de la division. Autour des sphères, ainsi écartées, le protoplasme dispose ses granulations en séries rayonnantes, simulant une sorte d'étoile, qui parfois masque les sphères elles-mêmes.

La *membrane* du noyau ne tarde pas à se résorber ; après quoi, les segments nucléaires ou *chromosomes* (I, *c*), pourvus chacun d'une double rangée de granulations chromatiques, s'éloignent les uns des autres et prennent le contact du protoplasme. On constate alors que le nombre des chromosomes est constant dans toutes les cellules de l'embryon, ainsi que dans celles de la plante adulte, sauf toutefois dans les cellules sexuelles, où il est réduit de moitié (voy. *Formation de l'œuf*), particularité liée à leur polarité mâle ou femelle. Les nucléoles sont à ce moment rejetés dans le protoplasme ambiant, où ils disparaissent, sans doute absorbés par le filament nucléaire en voie d'accroissement; car les chromosomes fixent maintenant les colorants avec plus d'avidité qu'au repos (Spirogyre...), ce qui témoigne d'une plus grande teneur en nucléine.

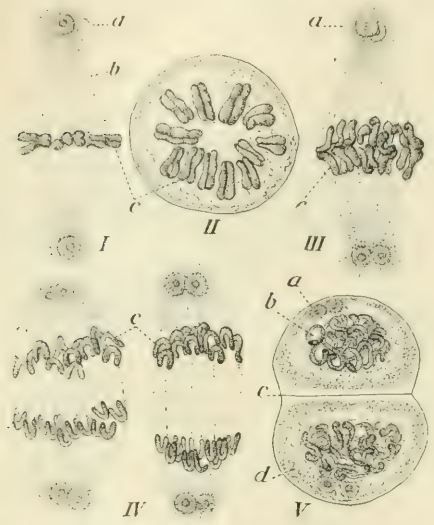


Fig. 72. — Stades de la division du noyau. I, II, *a*, sphères directrices ; *b*, fuseau ; *c*, plaque nucléaire (face et profil) ; en II, la membrane cellulaire et le protoplasme sont figurés. — III, subdivision longit. des chromosomes. — IV, cheminement des moitiés vers les sphères attractives. — V, *b*, les deux noyaux ; *a*, leurs sphères attractives ; *d*, protoplasme ; *c*, cloison séparatrice des deux cellules (gross. : 600) (Guignard).

Dans le Lis Martagon, les cellules végétatives offrent régulièrement 24 segments chromatiques et les cellules sexuelles 12 (fig. 72) ; par exception, celles de l'albumen de la graine en possèdent plus de 24, jusqu'au double, irrégularité liée peut-être au caractère transitoire de ce tissu nourricier (voy. *Graine*).

Les chromosomes, les uns simplement arqués, les autres

courbés en manière d'U, se disposent petit à petit en couronne (fig. 72. I. II) dans un plan perpendiculaire à la ligne de jonction des sphères directrices et y constituent ce que l'on nomme la *plaque nucléaire* ; en même temps, des filaments très déliés prennent naissance aux dépens de la couche protoplasmique (*kinoplasme*, fig. 19, *d*) qui enveloppe immédiatement le noyau, et s'étendent d'une sphère à l'autre, en se raccordant aux segments et en limitant tous ensemble une sorte d'ellipsoïde, dit *fuseau protoplasmique* (fig. 72, *b*). Dans la double coloration rouge et bleue (p. 21), ce fuseau prend la teinte rouge, comme les nucléoles et le protoplasme normal, et non la teinte bleue, comme la nucléine des chromosomes.

Les choses étant en cet état, chaque segment nucléaire se fend en deux *dans le sens de la longueur* (fig. 72. III), chaque moitié emportant avec elle une rangée de granulations chromatiques ; puis les moitiés correspondantes cheminent respectivement vers les sphères directrices (fig. 72. IV), en glissant en quelque sorte le long des bandelettes du fuseau, et comme attirées par ces corpuscules, d'où leur autre nom de *sphères attractives*. Après quoi, les 24 ou 12 demi-segments (*Lis*) de chaque côté se rassemblent ; un ou plusieurs nucléoles, ainsi qu'une membrane d'enveloppe, se constituent, en même temps que la sphère directrice se dédouble et que le fuseau s'efface (fig. 72. V). Les nouveaux nucléoles proviennent peut-être d'une exsudation des chromosomes, lesquels sont en effet moins riches en nucléine dans le noyau au repos que pendant la division (Spirogyre).

Ainsi se trouvent constitués deux noyaux (V, *b*), semblables au noyau unique dont ils procèdent et de même accompagnés chacun d'un couple de sphères directrices (*a*).

Ce n'est qu'après l'accomplissement de ces diverses phases de la caryokinèse que la cloison cellulaire prend naissance (fig. 72. V, *c*), d'abord granuleuse et peut-être albuminoïde (fig. 69. III, *c*), plus tard seulement continue et cellulosique : ce qui donne en définitive deux cellules.

Cas simple de caryokinèse. — Une remarquable simplification de la division du noyau est offerte par divers Champignons de l'ordre des Urédinées (Puccinie, Uromyce du Pois), en particulier dans les cellules mères des spores. Ces cellules sont pourvues normalement chacune de deux noyaux réticulés, renfermant un large nucléole vacuolaire (fig. 73, *b*).

Au moment de la division, la membrane des noyaux disparaît, et le nucléole vient se placer latéralement dans le protoplasme (*II*, *b*), où plus tard il disparaît. Le réseau chromatique de chaque noyau se condense

alors en un chromosome allongé unique (*II*, *a*), de forme variable, selon les espèces; les deux chromosomes, placés côte à côte, apparaissent bientôt fendus par le milieu dans toute leur longueur en deux autres (*III*), qui, s'étirant au centre et se renflant au sommet, donnent lieu à autant de couples de chromosomes secondaires. Les deux couples de chaque noyau cheminent respectivement vers les pôles de la cellule (*IV*, *a*) et s'y accroissent; là, les chromosomes secondaires adjacents s'unissent (*V*), en acquérant l'aspect réticulé et s'enveloppent chacun d'une membrane albuminoïde, tandis qu'apparaît un nouveau nucléole (*VI*). Une fois les quatre noyaux constitués, la cloison cellulosique se forme entre les deux paires respectives de ces éléments, et les noyaux de chaque couple se fusionnent en un seul (*VI*, *VII*) (voy. aussi *Champignons*).

Le noyau offre ici, on le voit, toute sa simplicité, puisqu'il se réduit essentiellement, au repos, à un *unique chromosome*.

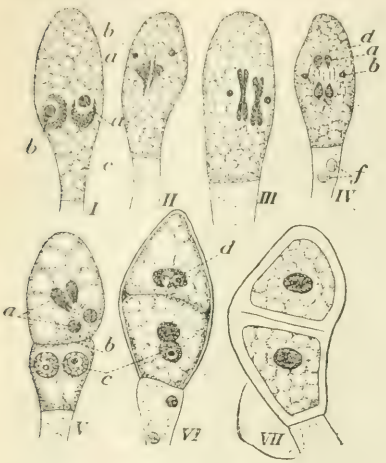


Fig. 73. — Puccinie des Liliacées. — I : *e*, cellule mère d'une téleutospore au bout d'un filament du thalle; *a*, noyau; *b*, nucléole. — II à IV : division des deux noyaux; *a*, chromosomes; *b*, nucléoles rejetés; *d*, sphères directrices, ici apparentes; *f*, cellule végétative avec ses deux noyaux. — V-VI : les deux cellules de la téleutospore; *b*, cloison; *c*, noyaux libres; *d*, noyaux fusionnés. — VII : téleutospore mûre, avec cellules à un seul noyau (gr. : 600) (Poirault et Raciborski).

Division indirecte; division directe. — Dans certaines plantes (thalle de divers Champignons...), le noyau, après s'être plus ou moins allongé, se divise simplement en deux autres par *étranglement progressif*, sans présenter les phases caryokinétiques, le phénomène étant en quelque sorte précipité : la division est alors dite *directe*, par opposition à la *division indirecte*, marquée par les phases précédemment étudiées de la bipartition.

Les deux modes peuvent d'ailleurs se présenter, selon les noyaux, dans une seule et même plante, par exemple dans le genre *Coïum*, Algue verte.

2. — Structure cellulaire par association. — Au lieu de résulter, comme dans le cas général précédent, du *cloisonnement* répété de la cellule originelle, le corps peut aussi se constituer *par association* d'éléments unicellulaires, primitivement libres; c'est le cas notamment pour les petites Algues

vertes de la famille des Cénobiées (Pédiastre, p. 167, fig. 201).

Il arrive même que les cellules qui s'unissent de la sorte soient dépourvues de membrane cellulosique ; dans ce cas, le corps manque de cloisons, mais la structure n'en est pas moins cellulaire.

Cette dernière manière d'être caractérise notamment les Myxomycètes (fig. 62), Champignons uniquement formés d'un plasmode protoplasmique, parsemé de noyaux. En germant, les spores de ces plantes donnent issue chacune à un myxamibe uninucléé, entouré d'une simple membrane albuminoïde hyaline, et ce sont ensuite ces cellules nues, qui, grâce à leurs mouvements de reptation, s'associent en un nouveau plasmode adulte (voy. *Mouvement*).

Fig. 74. — Microcoque de l'urine (ferment ammoniacal) : les cellules, nées les unes des autres, sont dissociées par petits groupes ou isolément (gr. : 1000).

3. — Structure cellulaire dissociée. — Quand le corps naît par cloisonnement de la cellule première, d'ordinaire les cellules restent intimement unies, et l'on a une structure cellulaire normale.

Pourtant, il n'est pas rare qu'elles se séparent les unes des autres, par gélification et dissolution de la lame moyenne des principes pectiques, à mesure que les cloisonnements s'effectuent. Il résulte de là qu'à l'état adulte les éléments du corps se trouvent dispersés, isolément ou par petits groupes (fig. 74) : le corps est alors *dissocié*.

L'état dissocié est fréquent et en quelque sorte normal chez diverses Bactériacées (Microcoques, Bactéries) ; mais il suffit que ces organismes se développent dans un milieu calme ou de consistance épaisse, pour que les cellules, issues des cloisonnements successifs, restent unies en filaments ou en chaînettes, c'est-à-dire offrent la structure cloisonnée normale.

La dissociation peut d'ailleurs ne porter que sur certaines

portions du corps : la formation des grains de pollen et des spores sont des exemples frappants de *dissociation partielle*.

Fig. 75.

Fig. 76.

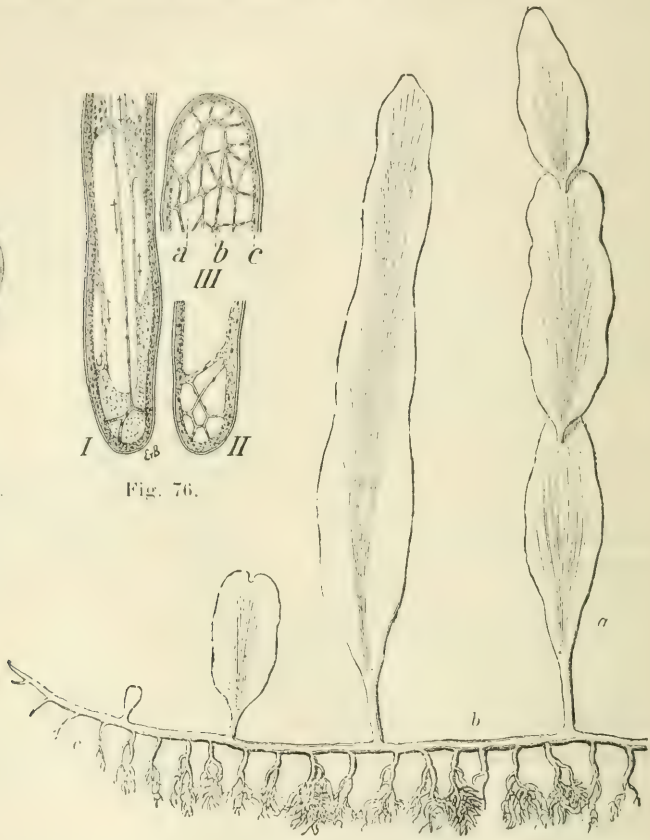


Fig. 77.

Fig. 75. — Valonie (*Valonia utricularis*), Algue marine verte continue (grand. nat.).

Fig. 76. — Structure du Caulerpe, Algue continue ci-contre. — I, sommet de rhizoïde, montrant la couche continue de protoplasme pariétal, avec chloroleucites, et les filaments intérieurs en réseau, baignés de suc. Les flèches indiquent le mouvement actuel du protoplasme. — II, même sommet à un autre moment. — III, sommet de lame foliacée; *a*, suc; *b*, réseau protoplasmique; *c*, protoplasme pariétal avec chloroleucites.

Fig. 77. — Caulerpe (*Caulerpa prolifera*), Algue marine continue (grand. nat.). *a*, lames foliacées, simples ou multiples ; *b*, rhizome rampant ; *c*, rhizoïdes rameux.

4. — Structure continue du corps. — Chez diverses Thallophytes, le corps, au lieu de se cloisonner au cours de son développement pour devenir pluricellulaire, reste indivis :

en sorte que, sous la membrane d'enveloppe, on ne trouve qu'un réseau protoplasmique continu (fig. 76), parsemé de noyaux et de plastides, et pourvu d'ailleurs de produits figurés (amidon), ou dissous (sucre). La structure est alors dite *continue* ou *acellulaire*.

On la rencontre notamment dans le thalle filamenteux des Mucors (fig. 12, H). Moisissures dont les filaments végétatifs se ramifient indéfiniment, sans former, normalement du moins, de cloisons transverses.

La structure continue caractérise aussi les Algues vertes de la famille des Siphonées, comme les Vauchéries (voy. *Algues*), composées de filaments ramifiés de distance en distance et dépassant parfois 20 centimètres de longueur; le Bryopse plumeux (fig. 13), qui offre, de chaque côté d'un tube dressé sur les rochers, une série de rameaux décroissants de la base au sommet, l'ensemble formant une sorte de touffe conique; le genre Valonie (fig. 75), en forme d'outre; le genre Udotée (fig. 13 *bis*), en manière de lame pédonculée; etc.

Notons toutefois qu'au moment de la reproduction, la structure continue fait place localement à la structure cloisonnée, puisque les portions du corps, appelées à constituer les germes (spores, gamètes) de nouveaux individus, se séparent toujours de la portion végétative par des cloisons cellulosique (fig. 41). Et inversement, une plante cloisonnée commence par être continue (fig. 65, I), puisqu'elle procède d'un germe unicellulaire (œuf ou spore).

Avantages de la structure cellulaire. — On vient de dire que les plantes à structure continue appartiennent toutes à l'embranchement des Thallophytes.

Leur forme externe, souvent très simple, par exemple sphérique (Protocoque, fig. 9, *a*) ou filamenteuse (Vauchérie), peut néanmoins acquérir, dans certains genres, un assez haut degré de différenciation, tout comme chez les plantes cellulaires.

L'une des Algues continues les plus remarquables sous ce rapport est le genre marin Caulerpe (fig. 77), qui consiste en une sorte de tige rampante, fixée çà et là aux rochers par des rhizoïdes et portant d'autre part des expansions aplaties, en forme de feuilles, simples dans le jeune âge, plus tard à lobes successifs, le tout sans aucune cloison intérieure.

Par contre, la structure intime des plantes non cloisonnées reste toujours relativement simple, à cause même de l'absence

de cloisons; car la continuité de structure s'oppose à une division marquée et stable du travail physiologique.

Le cloisonnement, au contraire, permet à un groupe donné de cellules de se consacrer spécialement à l'accomplissement d'une fonction déterminée, telle que l'absorption de l'aliment, la sécrétion, etc., et l'adaptation de ces cellules à cette fonction entraîne une différenciation morphologique correspondante, marque du perfectionnement réalisé.

Les divers groupes d'éléments, spécialisés de la sorte dans l'exercice de l'une ou l'autre des fonctions du travail physiologique, se trouvent dès lors nécessairement unis, non seulement par le lien matériel de la continuité, mais encore par le lien de la solidarité fonctionnelle ; ils se rendent, en effet, les uns aux autres des services spéciaux et nécessaires, et par suite ne sauraient durer isolément. Sous l'unité générale et supérieure que ces groupes tous ensemble constituent, la plante réalise, notamment chez les Phanérogames, la plus remarquable diversité particulière.

Si l'on se rappelle maintenant que le perfectionnement d'une plante se mesure au nombre de ses éléments à structure spéciale, on reconnaîtra que le *cloisonnement du corps, condition de la division du travail de la vie, est, par là même, la cause prochaine du perfectionnement organique.*

Dans la structure continue, les adaptations fonctionnelles, qui pourraient se réaliser localement dans le corps protoplasmique, sont à tout moment contrariées par les mouvements des portions avoisinantes de la substance vivante, et, comme ces mouvements s'étendent parfois d'une extrémité de la plante à l'autre, comme on le constate, par exemple, dans le vaste réseau protoplasmique d'un Caulerpe (fig. 76), la différenciation a peu de chance à s'y fixer.

Cela ne veut pas dire que toute plante cellulaire soit différenciée. Diverses Algues filamenteuses (Spirogyre, fig. 9, *d*) ou aplaties en lames (Coléochète, fig. 11) sont, en effet, composées de cellules non seulement de même forme, mais encore de même structure et de mêmes propriétés. Et inversement, certaines plantes non cloisonnées témoignent d'une différenciation externe ou même interne très remarquable (Caulerpe, Vauchérie).

CHAPITRE IV

ORIGINE DE LA VIE

Les deux formations vivantes essentielles, le protoplasme et le noyau, base du corps des plantes, comme de celui des animaux, offrent ce caractère particulier de ne jamais se constituer librement dans la nature, par agrégation directe de matières inertes, c'est-à-dire par le simple jeu de l'affinité chimique : elles procèdent toujours d'une formation vivante analogue préexistante.

Pas de génération spontanée de matière vivante. — On sait avec quelle facilité des myriades d'organismes microscopiques, ordinairement unicellulaires par suite de dissociation du corps (p. 51), notamment des Bactériacées (*microbes*), apparaissent dans des milieux nutritifs appropriés (voy. *Bactériacées*), abandonnés à eux-mêmes.

Or, c'est invariablement par le développement et la multiplication de germes vivants préexistants (*spores*), que ces êtres se constituent, et non par organisation directe des principes inertes de ces milieux.

Lorsqu'en effet on *stérilise* les milieux nutritifs, en soumettant les récipients clos qui les renferment à une température de 125°, pendant environ une heure, dans un autoclave, opération qui tue tous les germes vivants que ces milieux pouvaient contenir; si, d'autre part, on a soin d'interdire l'accès, non de l'air lui-même, mais des poussières qu'il véhicule, aucun organisme vivant — l'expérience le prouve — n'y prend plus ultérieurement naissance.

En d'autres termes, il n'y a pas d'exemple, à l'âge géologique actuel, d'organisation directe de matières inertes : il n'y a *pas de génération spontanée*. Tout être vivant est relié à un être vivant préexistant, dont il est la continuation, et la création vivante entière représente une chaîne continue.

On voit déjà par là que le problème de l'origine de la vie échappe à l'observation directe; car c'est le mode même d'ap-

parition des premiers êtres vivants de notre planète qu'il devient nécessaire de connaître. Sur ce point fondamental, les données scientifiques font défaut.

La flore actuelle paraît provenir d'une forme originelle unique. — On est porté à penser que la Terre n'a été peuplée à l'origine que par un nombre restreint de plantes, peut-être même par une plante primordiale unique, de structure très simple et aquatique, comme les formes infimes actuelles (Protocoque, fig. 9, *a*), et que la végétation actuelle du globe procède de la multiplication et de l'évolution lente (adaptation aux divers milieux...) de ces plantes originelles.

Remarquons, en effet, que, pour nombre d'espèces végétales actuelles, l'Homme a pu créer à la longue, par une culture appropriée, des races fixes, qui, morphologiquement, diffèrent tout autant les unes des autres que les espèces naturelles diffèrent entre elles ; c'est le cas pour la Pensée sauvage et la Pensée cultivée, plantes bien distinctes, qui cependant dérivent l'une de l'autre.

La *plasticité* de la plante, dont témoigne son *adaptation aux variations de milieu* (voy. *Infl. du milieu*), permet d'admettre que les divergences qui séparent aujourd'hui si nettement entre elles les espèces d'un même genre, puis les genres d'une même famille, les familles d'une classe, etc., sont dues à cette même cause de l'adaptation, jointe sans doute à des *causes internes*, tenant à la constitution même de la molécule protoplasmique.

En d'autres termes, les plantes de la flore actuelle paraissent provenir toutes ensemble de la transformation progressive des formes simples originelles, réalisée lentement au cours des âges géologiques.

Faits relatifs a la descendance. — Des faits importants viennent corroborer cette idée de *descendance*.

a) C'est, d'une part, la marche du développement individuel. Il est, en effet, remarquable que les plantes les plus perfectionnées reproduisent transitoirement, pendant les premiers âges de leur développement individuel, les traits essentiels de l'organisation adulte des plantes actuelles plus simples, et n'acquièrent leurs caractères définitifs que par une différenciation progressive ultérieure.

C'est ainsi qu'une plante phanérogame, par exemple, ne consiste tout d'abord qu'en une seule cellule, l'œuf (fig. 65, I), comparable comme telle à la forme permanente ordinaire de divers Thallophytes (Protocoques, fig. 9, *a*...). Par des cloisonnements répétés, précédés chaque fois de croissance, cette cellule fait place à un massif d'éléments en apparence homogène (fig. 65, II, III), et l'embryon devient ainsi comparable à la généralité des plantes thallophytes adultes (Algues, fig. 11...). Enfin seulement survient la différenciation, qui aboutit à la structure définitive plus parfaite, caractérisée notamment par la présence d'éléments vasculaires, propres aux plantes les plus perfectionnées.

b) Comme, d'autre part, les plantes les plus élevées (Phanérogames) n'ont apparu dans le temps qu'à une époque géologique plus récente que les plantes les plus simples (Cryptogames), on est fondé à penser que les diverses phases du développement embryogénique de l'individu, en un mot le *développement ontogénique*, représentent comme un rac-

courci des transformations par lesquelles a passé la race correspondante dans le cours des âges, à partir des formes simples primordiales : qu'il représente, en un mot, comme un abrégé du *développement phylogénique*.

Ainsi, l'évolution individuelle actuelle apparait comme le résumé de l'évolution de la race correspondante dans le temps, et la forme complète actuelle d'une plante doit être considérée comme l'aboutissement de la longue suite d'efforts accomplis par sa race, au cours des âges écoulés, notamment pour rester en harmonie avec les changements climatériques et autres du milieu ambiant.

Génération spontanée originelle ou ensemencement de la Terre. — On se trouve ainsi logiquement amené à se demander comment les premiers êtres vivants très simples, source de toutes les formes de vie actuelles, ont pu prendre naissance sur le globe.

A cette question, on ne peut répondre scientifiquement que par deux solutions. Ou bien la Terre a été une première fois ensemencée par des germes vivants tout constitués, venus de quelque monde céleste, et alors la vie est d'*origine extraterrestre;* ou bien il y a eu *génération spontanée*, c'est-à-dire création de matière vivante, une première fois, aux dépens de matériaux inertes, cela dès après la solidification et le refroidissement de la première écorce cristalline du globe, quand les eaux atmosphériques eurent envahi les fonds de mer naissants.

a) Dans le premier cas, les germes auraient pu être amenés sur le globe par quelque bolide, tel que ceux qui tombent encore de nos jours de la voûte céleste sur notre planète, où ils auraient trouvé dans les eaux toutes les conditions nécessaires à leur permanence et à leur évolution.

Parmi les météorites, il en est d'ailleurs de nature sédimentaire, et non purement métallique ; mais, tandis que les unes tombent incandescentes sur le globe et par suite ne sauraient renfermer de germes vivants, d'autres y arrivent froides, ou tout au moins chaudes à la périphérie et froides au centre. Or, on sait par expérience que les spores et autres germes à l'état de vie latente sont capables de résister aux plus basses températures que l'on sache produire.

L'ensemencement de la Terre par ces dernières météorites aurait été bien antérieur à l'époque silurienne ; car la faune, déjà exubérante à cette époque, renferme, en même temps que des formes très simples (Foraminifères), des organismes relativement élevés (Trilobites, Poissons), dont on ignore encore les formes ancestrales.

Toujours est-il qu'il deviendrait inutile, si la vie était d'origine cosmique, de rechercher ici plus longuement cette origine.

b) Il n'en serait plus de même, dans le cas de l'origine terrestre des premiers êtres animés.

Si, en effet, la substance vivante s'était constituée une première fois, sur notre globe, par agrégation d'un ensemble de corps inertes, grâce au libre jeu des affinités naturelles, les progrès actuels de la Chimie organique permettent de penser qu'il deviendrait possible d'en tenter la synthèse dans l'avenir, à partir des éléments constitutifs du protoplasme (carbone, azote,...). La vie n'apparaîtrait alors que comme une forme particulière de l'énergie inhérente à toute matière, comme une vibration intérieure plus intense.

Et encore, à supposer que les progrès à venir des Sciences chimiques et biologiques permettent de reconstituer de toutes pièces une molécule de la complexité de celle du protoplasme, renfermant tous les métalloïdes et métaux essentiels à la manifestation de la vie (p. 19), en posséderait-elle par cela même toutes les propriétés? Serait-elle mobile comme le protoplasme, douée comme lui de nutrition; serait-elle, en un mot, vivante?

Dans cette hypothèse de la génération spontanée originelle, les premières matières organiques azotées se seraient constituées probablement aux dépens de l'anhydride carbonique, de l'eau et de composés azotés, comme l'ammoniaque ou le cyanogène; mais il a fallu ensuite qu'au principe quaternaire, encore bien simple et inerte, ainsi constitué, fussent incorporés les autres éléments essentiels, le soufre, le phosphore, etc., pour élever ce principe à l'extrême complexité du protoplasme vivant.

Or, par quelles forces autres que l'affinité directe ou la radiation solaire, cette vaste synthèse, cette assimilation première, aurait-elle pu être réalisée?

Nous sommes ici, on le voit, dans le pur domaine de l'hypothèse, et l'on risque, à s'y attarder, de perdre de vue cette notion fondamentale, que les faits d'observation et d'expérience forment la base imprescriptible de toute connaissance biologique.

SECTION II

PRODUITS CELLULAIRES

Définition. — Les substances inertes que peut renfermer la cellule végétale proviennent, les unes, directement et exclusivement de son activité nutritive (amidon...), les autres, moins nombreuses, directement du milieu extérieur (sels minéraux...).

Leur composition chimique est extrêmement variée. Nous les étudions ici dans l'ordre décroissant de leur complexité, ce qui donne lieu aux groupes suivants :

1° Les *produits organiques azotés*, et notamment les albuminoïdes ;

2° Les *produits organiques non azotés*, de composition *ternaire* (sucres...);

3° Les *produits organiques binaires* (essences...);

4° Enfin les *corps minéraux* (sels...).

CHAPITRE PREMIER

PRODUITS AZOTÉS

Considérons successivement les produits azotés *figurés* et les produits azotés *dissous*. Les uns et les autres renferment dans leur molécule tout au moins les quatre éléments de la matière combustible (carbone, hydrogène, oxygène, azote ; quelques-uns pourtant sont ternaires, sans oxygène (p. 99).

I. — Produits azotés figurés

Nous rattachons à ce groupe de composés l'étude des *leucites* ou *plastides*, *bien que ces formations soient vivantes*, et de constitution analogue à celle du protoplasme.

Seuls, dans ce groupe, certains *grains d'aleurone* et les *cristalloïdes* figurent comme produits azotés inertes.

Les leucites se décomposent en *chloroleucites* ou leucites verts, *chromoleucites* ou leucites colorés autrement qu'en vert, et *leucites proprement dits*, incolores.

1. — Chloroleucites. — Les corps chlorophylliens, grâce auxquels la plante est à même, à la lumière, d'assimiler l'anhydride carbonique de l'air, consistent en un substratum protoplasmique incolore, le *leucite* ou *plastide*, imprégné d'un pigment vert complexe, la *chlorophylle*.

1° Répartition de la chlorophylle dans les plantes. — La chlorophylle existe dans la grande majorité des végétaux, et d'ordinaire seulement dans les parties du corps soumises à l'action de la lumière. Tantôt elle se constitue indistinctement dans tous les éléments du corps, comme chez diverses Algues libres (Spirogyre, fig. 81) ; plus souvent, elle est localisée dans certains éléments. Ainsi, l'épiderme d'une feuille adulte (fig. 204, *a*) est fréquemment dépourvu de corps

chlorophylliens, et il en est toujours ainsi des cellules sécrétrices (fig. 253, *c*); les autres cellules vivantes de la feuille en renferment abondamment.

Si la chlorophylle manque aux racines terrestres, faute

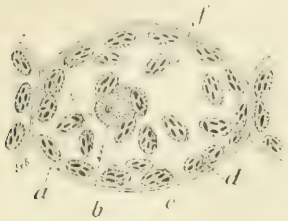


Fig. 78.

Fig. 79.

Fig. 78. — Cellule du parenchyme lacuneux de la feuille. *a*, membrane ; *b*, noyau ; *c*, chloroleucites avec amidon ; *d*, *id.*, en voie de bipartition ; *f*, protoplasme et suc (Gr. : 1000).

Fig. 79. — *a*, filament de Draparnaudie agglomérée ; *b*, filament d'Ulothrix. On voit les chloroleucites annulaires (gr. : 500) (Gay).

de lumière, elle peut exister dans les racines aériennes, par exemple dans celles des Orchidées épiphytes (Vanille).

Par exception, tous les Champignons et la presque totalité des Bactériacées manquent de chlorophylle, et quand certains Champignons (Pénicille, divers Agarics) offrent une teinte verte, cette teinte est toujours due à un principe autre que la chlorophylle.

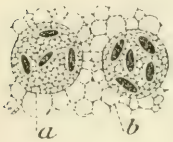


Fig. 80. — Structure des chloroleucites. *a*, substratum réticulé vert, avec amidon ; *b*, réseau protoplasmique ambiant (gr. : 1000).

Les animaux, sauf de très rares exceptions (Vorticelle,...), manquent également de chlorophylle. Toutefois, il n'est pas rare que des Algues vertes simples coexistent avec des Infusoires et vivent avec eux en *symbiose* (voy. *Association*), ce qui donne l'illusion d'Infusoires pourvus de simples corps chlorophylliens, tandis qu'en réalité on a affaire à autant d'Algues vertes unicellulaires, renfermant en effet chacune un noyau propre. Ces Algues, associées ainsi aux Infusoires, et d'ailleurs isolables, se nomment *Zoochlorelles*.

2° Répartition de la chlorophylle dans les cellules. — La chlorophylle est d'ordinaire *localisée*, rarement *diffuse*, dans le corps protoplasmique de la cellule ; elle manque toujours au noyau.

a) Dans le premier cas, le substratum du pigment vert est le plus ordinairement un plastide arrondi ou ovale, par exemple dans les feuilles (fig. 78) ; mais il peut affecter aussi, chez diverses Algues, une forme spéciale.

Dans les Spirogyres, par exemple, chaque cellule (fig. 81) renferme, dans le protoplasme pariétal incolore, un ou plu-

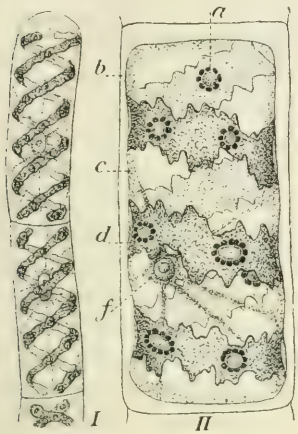


Fig. 81.

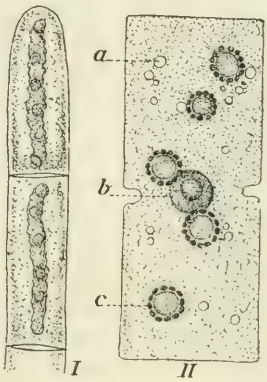


Fig. 82.

Fig. 81. — I, deux cellules d'un filament de Spirogyre, avec noyau au centre et deux rubans verts spiralés. — II, cellule plus grossie d'une autre espèce ; *a*, pyrénoïde avec couronne de granules d'amidon ; *b*, membrane ; *c*, protoplasme pariétal ; *d*, ruban chlorophyllien ; *f*, noyau, entouré de protoplasme et de bandelettes rayonnantes (gr. : 500) (Schmitz).

Fig. 82. — I, deux cellules d'un filament de Mésocarpe (*Mesocarpus scalaris*), avec lames chlorophylliennes de profil. — II, lame verte isolée, de face ; *a*, vésicules à tanin du protoplasme ambiant ; *b*, noyau ; *c*, pyrénoïdes avec couronne de granules d'amidon (gr. : 600) (Schmitz).

sieurs rubans verts spiralés, adossés à la paroi cellulosique ; dans le Mésocarpe (fig. 82), c'est une simple plaque verte axile ; dans les Zygnèmes (fig. 162), on remarque deux corps chlorophylliens étoilés par cellule ; dans les Clostéries (fig. 83), plusieurs lames longitudinales rayonnantes, simulant une étoile lorsque la cellule est vue de profil ; dans les Ulothrix (fig. 79) et les Draparnaudies (fig. 84), un chloroleucite annulaire ; dans les Cladophores (fig. 85), un réseau vert.

b) Dans certains cas, la chlorophylle imprègne, non un substratum limité, mais le réseau protoplasmique entier ; elle est alors *diffuse*. C'est ce que l'on observe dans les très jeunes embryons, réduits encore à un petit massif de cellules sem-

blables (fig. 65), et qui pourtant renferment déjà les ébauches vertes des corps chlorophylliens de la plantule constituée; cette chlorophylle diffuse des embryons disparaît d'ordinaire au cours de la maturation de la graine. (Voir aussi p. 72.)

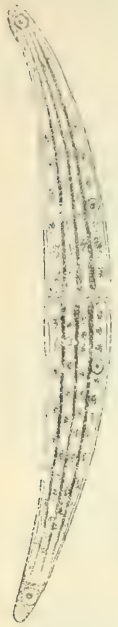


Fig. 83. — Closterie (Algue unicellulaire) (gr : 200). On voit les lames chlorophylliennes de profil et les vésicules terminales avec cristaux de gypse.

3° **Structure des corps chlorophylliens.** — Les corps chlorophylliens sont toujours situés dans le protoplasme, jamais dans le suc cellulaire, dont l'acidité exercerait sur eux une action nuisible.

Ils consistent essentiellement (fig. 80) en une petite *masse protoplasmique spongieuse*, sorte de *réseau* à mailles très fines, teint en vert par la *chlorophylle*. A un grossissement ordinaire, ils apparaissent simplement granuleux, les granulations correspondant aux angles plus épaissis du réseau chlorophyllien. Rarement ils offrent une membrane distincte (Elodée ; quelques Mousses : Mnie).

Dans les mailles du réseau, on remarque des *inclusions*, savoir, des *grains d'amidon*, rarement des gouttelettes oléagineuses, qui résultent de leur activité nutritive propre.

Les granules amylacés sont bleuissables par l'eau iodée ; mais, étant fort petits ($\frac{1}{500}$ de millimètre par exemple), il est bon de les gonfler préalablement par une solution très étendue de potasse ou de chloral.

Certains chloroleucites renferment en outre des *cristalloïdes*, de nature albuminoïde (fig. 117, *a*).

4° **Position des corps chlorophylliens dans la cellule.** — Par eux-mêmes, les grains verts sont incapables de mouvement ; mais ils peuvent être entraînés par la masse protoplasmique qui les renferme (fig. 61), et c'est même leur déplacement qui rend si sensible, dans certains cas, le mouvement rotatoire du protoplasme incolore (p. 38).

Les mouvements protoplasmiques étant influencés dans leur direction par la lumière, surtout par les radiations les plus réfrangibles (violettes...), les corps chlorophylliens se trouvent nécessairement amenés à occuper des positions

variées dans la cellule, selon la direction et l'intensité de la radiation (fig. 86).

Dans une feuille de Mousse (Mnie...) ou de Lemne (*Lentille d'eau*), éclairée par une lumière artificielle d'intensité

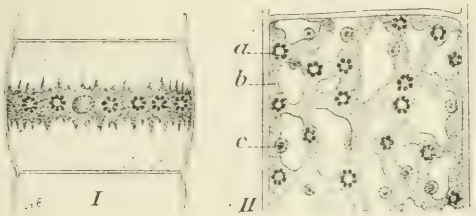


Fig. 84 et 85. — I, jeune cellule d'un filament de Draparnaudie (*Draparnaldia glomerata*), avec chloroleucite en anneau. — II, portion d'article de Cladophore (*Cl. arcta*) : *a*, pyrénoïde avec couronne de granules amylacés ; *b*, chromatophore vert réticulé ; *c*, noyaux nombreux dans le protoplasme incolore (gr. : 600) (Schmitz).

moyenne, normale à la surface, les corps chlorophylliens viennent se grouper sur les deux faces libres de l'unique rangée de cellules qui compose le limbe de la première de ces plantes, de manière à mieux utiliser la radiation incidente ; la teinte verte de la surface devient ainsi plus foncée (fig. 86, *a*, *c*). Si la lumière est assez intense pour exercer un effet destructeur, ils se reportent au contraire sur les faces latérales, où ils viennent en quelque sorte prendre abri (fig. 86, *b*, *d*).

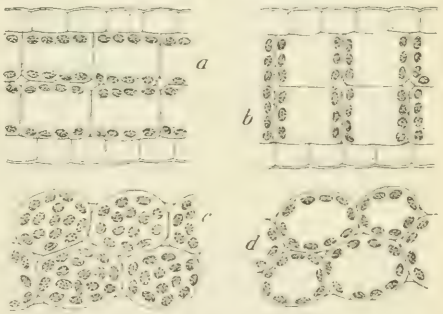


Fig. 86. — Position des chloroleucites dans la feuille de *Lemna trisulca*. *a*, *c*, à une lumière faible, profil et face ; *b*, *d*, à une vive lumière, venant d'en haut (Stahl).

Il y a, on le voit, une *position de face* et une *position de profil*.

Vers le milieu d'une journée ensoleillée, d'intensité lumineuse moyenne, les grains verts, pour faire face au soleil, s'accumulent de préférence sur les faces de la cellule qui sont parallèles à la surface libre de la feuille (*position diurne*) ; tandis qu'au moment du coucher du soleil, ils occupent surtout les faces perpendiculaires aux précédentes (*position noc-*

turne). Ces variations de position sont évidemment liées à une bonne absorption des radiations, nécessaires à l'assimilation chlorophyllienne.

2. — Chlorophylle. — Le principe colorant vert des végétaux consiste normalement en un mélange de trois principes cristallisables, savoir : un pigment vert, de nature albuminoïde, la *chlorophylle pure* ou chlorophylle proprement dite ; un pigment jaune, non azoté, la *xanthophylle*, et enfin un pigment rouge, l'*érythrophylle* ou *carotine*, carbure d'hydrogène ($C^{26}H^{38}$), identique au principe colorant de la Carotte. Ces deux derniers pigments sont normalement masqués par la chlorophylle pure dans les organes verts adultes.

La chlorophylle pure est elle-même formée d'un mélange de plusieurs principes verts, dits *chlorophylles élémentaires*. On a pu en extraire quatre de la Luzerne, et deux d'entre elles répondent aux formules $C^{28}H^{35}AzO^{5}$, $C^{32}H^{63}AzO^{15}$.

Sous le seul mot de chlorophylle, nous entendrons toujours, dans la suite, le mélange de tous ces pigments.

La chlorophylle étant soluble dans l'alcool, une feuille verte, qui a séjourné dans ce réactif jusqu'à décoloration, ne montre plus, dans le protoplasme cellulaire, que le réseau protéique incolore du leucite, substratum du pigment.

La chlorophylle pure est très altérable à l'air et à la lumière, et par suite difficile à isoler à l'état de pureté, en raison des manipulations qu'exige sa préparation ; la xanthophylle et l'érythrophylle sont au contraire beaucoup plus stables.

Préparation des pigments chlorophylliens. — 1° *Chlorophylle et xanthophylle.* — *a*) Le plus simple, pour isoler les pigments vert et jaune, est de traiter une teinture alcoolique de feuilles fraîches d'Épinard par la benzine, à volumes égaux, d'agiter pendant quelques instants, puis d'abandonner l'émulsion à elle-même. La liqueur se sépare bientôt en deux couches ; l'inférieure, jaune, est une teinture alcoolique de xanthophylle ; la supérieure, d'un beau vert, une dissolution benzique de chlorophylle pure. Au bout de quelques jours, cette dernière brunit, par suite de la transformation de la chlorophylle en *chlorophyllane*, produit d'oxydation : la solution de xanthophylle conserve au contraire sa teinte jaune, et ce n'est qu'à la longue qu'elle devient rosée, rappelant par là la teinte automnale de certaines feuilles.

b) On peut opérer encore de la manière suivante. On broie rapidement dans un mortier des feuilles fraîches d'Epinard ou de Graminées, et on les traite par l'alcool pur. Quand la teinture verte est suffisamment concentrée, on la verse dans un entonnoir sur une couche de noir animal en grains, qui retient seulement les pigments et décolore à la longue entièrement la liqueur. On traite ensuite le noir par de l'alcool faible, à environ 65°, qui dissout seulement la xanthophylle et la laisse cristalliser après évaporation ; puis on épuise par de l'éther ou de l'huile légère de pétrole, qui s'empare de la chlorophylle pure. En évaporant doucement cette liqueur verte, on a obtenu de la chlorophylle cristallisée, ou plutôt un dérivé faiblement oxydé de ce principe. La chlorophylle pure, comme la xanthophylle, cristallise sous forme d'aiguilles, tantôt libres, tantôt groupées en sphérocristaux.

c) La xanthophylle peut être extraite directement des plantes étiolées, qui se sont développées à l'entière obscurité : le pigment jaune (*étioline*) se produisant seul dans ce cas, il suffit de le dissoudre dans l'alcool, après avoir lavé à l'eau bouillante, puis séché et pulvérisé les feuilles. On opère ensuite, comme précédemment, avec le noir animal.

Les pigments jaunes des fleurs (p. 70) offrent une grande analogie de propriétés avec la xanthophylle.

2° *Erythrophylle ou carotine.* — Pour isoler ce pigment rouge, simple carbure d'hydrogène, on épuise à froid par le pétrole léger des feuilles d'Epinard, préalablement séchées dans le vide, puis pulvérisées ; la xanthophylle et la carotine se dissolvent les premières dans ce réactif. On distille ensuite la dissolution, et on achève l'évaporation du pétrole à l'air libre.

On obtient de la sorte un résidu, bientôt parsemé de petits cristaux sombres, doués d'éclat métallique. Pour les isoler, on additionne la masse d'éther anhydre, qui entraîne les principes cireux. Il n'y a plus alors qu'à purifier les cristaux par des cristallisations répétées dans la benzine.

La carotine, relativement peu abondante, se présente sous forme de tablettes rhomboïdales, rouge orange par transmission, bleu verdâtre par réflexion ; le réactif caractéristique de ces cristaux est l'acide sulfurique concentré, qui les dissout, en se colorant en bleu-violet. Notons aussi l'extrême avidité de la carotine pour l'oxygène.

Une substance analogue ou identique à la carotine a été extraite d'autre part des pollens rouges et orangés, celui de Bouillon-blanc (*Verbascum thapsiforme*) par exemple. Les pigments jaunes, orangés et rouges des chromoleucites (p. 71) offrent aussi la réaction de la carotine en présence de l'acide sulfurique.

3. — Propriétés de la chlorophylle. — 1° Propriétés

physiques et chimiques. — La chlorophylle pure se présente sous forme d'aiguilles molles d'un vert intense. Ces cristaux sont dichroïques : rouge-brun par réflexion, verts par transmission. Ils sont insolubles dans l'eau, solubles dans l'alcool, l'éther, le sulfure de carbone. La dissolution de chlorophylle offre une belle fluorescence d'un rouge foncé.

La chlorophylle renferme, indépendamment du carbone, de l'hydrogène, de l'oxygène et de l'azote, de petites proportions de phosphore, de magnésium, de calcium ; par sa grande complexité, elle se rapproche des matières albuminoïdes protoplasmiques. Elle ne contient pas de fer.

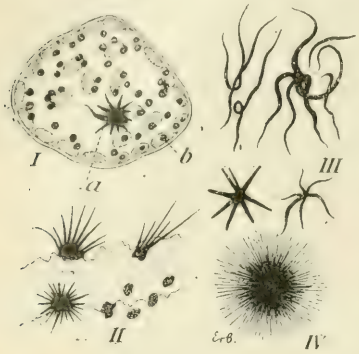


Fig. 87. — I, parenchyme de feuille d'Iris, traité par l'acide chlorhydrique étendu ; *a*, chlorophyllane cristallisée ; *b*, *id.*, en globules amorphes, issus des corps chlorophylliens (gr. : 600). — II, ruban vert de Spirogyre avec chlorophyllane. — III, IV, autres formes (Pringsheim) (gr. : 800).

En présence de l'air ou des acides étendus, la chlorophylle s'oxyde et se convertit en *chlorophyllane* (fig. 87), principe cristallisable d'un jaune-brun, d'aspect variable, ordinairement filamenteux (*III*) ou aiguillé (*II*, *IV*) ; cette transformation est surtout active à la lumière solaire directe, et elle est alors corrélative d'une production d'anhydride carbonique. Les agents réducteurs, comme l'hydrogène naissant, ramènent la chlorophyllane à l'état de chlorophylle pure.

L'acide chlorhydrique concentré dédouble la chlorophylle en *phyllocyanine*, principe bleu, soluble dans l'acide, et en *phylloxanthine*, principe jaune, que l'on sépare du mélange au moyen de l'éther.

En présence des alcalis étendus ou des carbonates alcalins, la chlorophylle ne se transforme plus en chlorophyllane ; elle s'unit à la base et donne ainsi un sel stable (*chlorophyllate de sodium*), qui conserve une belle teinte verte. Cette propriété est utilisée pour la conservation des légumes verts : on additionne simplement ces derniers d'une petite proportion de carbonate de sodium.

2° **Propriété physiologique.** — Autrement importante est la propriété physiologique de la chlorophylle ; car l'assimilation de l'aliment tout entier (anhydride carbonique et sels minéraux), par la cellule verte, en dépend.

Elle consiste dans l'*absorption de certaines radiations lumineuses* (rouges, bleues), qui représentent la source complé-

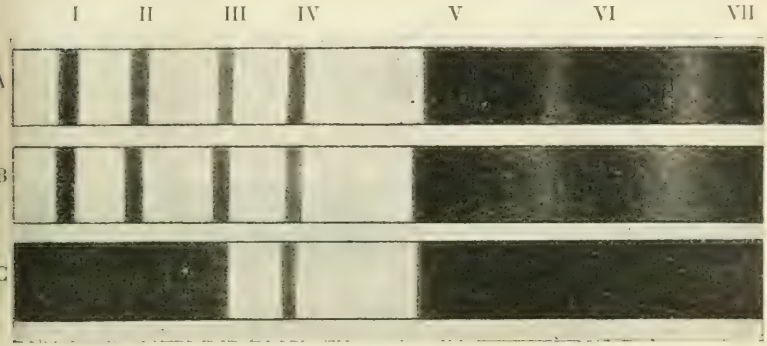


Fig. 88. — A, spectre d'absorption d'une dissolution peu épaisse de teinture de chlorophylle ; I-IV, bandes d'absorption de la chlorophylle pure ; V-VII, bandes de la xanthophylle. — B, spectre d'une feuille vivante ; les bandes sont reportées un peu vers le rouge. — C, spectre d'une dissolution de chlorophylle plus épaisse que celle de A.

mentaire d'énergie, sans laquelle les seules forces du protoplasme incolore restent impuissantes à opérer la synthèse précitée.

La nature des radiations absorbées par la chlorophylle est déterminée par son *spectre d'absorption*.

a) Spectre d'une dissolution de chlorophylle. — Sur le parcours d'un faisceau de lumière solaire, en avant de la fente du collimateur d'un spectroscope, on dispose une petite cuve de verre à faces parallèles, d'un à deux centimètres de profondeur, remplie de teinture alcoolique fraîche de chlorophylle totale, convenablement concentrée.

Dans ces conditions, le spectre solaire observé dans l'appareil montre, outre les raies normales d'absorption (*raies de Fraunhofer*, fig. 100, A-H), des bandes noires, qui correspondent précisément à la lumière absorbée par la chlorophylle.

Ces bandes sont au nombre de sept (fig. 88, A), dont quatre situées dans la partie la moins réfrangible du spectre, en deçà de la raie F de Fraunhofer, c'est-à-dire entre le rouge extrême et le vert, et les trois autres dans la région bleue et violette ;

ces dernières sont beaucoup plus étalées, mais par contre moins nettement limitées.

Les quatre premières bandes d'absorption correspondent exclusivement à la chlorophylle pure, et les trois dernières à la xanthophylle, ce que l'on reconnaît en opérant séparément avec une dissolution de chacun de ces pigments (fig. 89).

La bande I, la plus nette de toutes, est située dans le rouge et comprise entre les raies B et C de Fraunhofer : elle caractérise plus spécialement la chlorophylle pure et apparaît seule quand l'épaisseur de teinture n'est que de quelques millimètres. La bande II est située dans l'orangé, entre les raies C et D ;

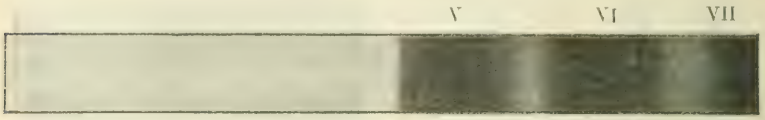


Fig. 89. — V-VII, bandes d'absorption de la xanthophylle pure.

la bande III, dans le jaune, un peu au delà de la raie D ; la bande IV, dans le jaune vert, un peu en deçà de la raie E.

Les bandes V et VI s'étalent dans le bleu ; la bande VII dans l'extrême violet.

Plus l'épaisseur de teinture traversée par la lumière est grande, plus les bandes s'élargissent (fig. 88, C) ; à partir d'une certaine épaisseur, elles confluent entre elles, et le spectre est entièrement obscurci.

b) *Spectre d'une feuille vivante.* — Si, au lieu d'opérer avec la teinture verte, on interpose une feuille vivante sur le parcours du faisceau lumineux, le spectre diffère un peu du précédent (fig. 88, B).

Les bandes V, VI et VII confluent généralement en une seule, et la bande IV exige, pour apparaître, que plusieurs feuilles soient superposées. Le spectre de la feuille se distingue, en outre, en ce que les bandes sont toutes un peu reculées du côté du rouge, différence due vraisemblablement à l'influence du substratum albuminoïde des corps chlorophylliens.

Avec sept feuilles superposées, les bandes d'absorption de la chlorophylle et de la xanthophylle confluent entre elles, et le spectre est entièrement éteint.

4. — Chromoleucites. — Nous joindrons à l'étude des

chromoleucites celle des *pigments dissous* dans le suc cellulaire et celle des *pigments diffus*.

Les chromoleucites renferment, tantôt de la chlorophylle en association avec leur pigment propre (*pigments associés*), tantôt ce dernier pigment seul.

1° Pigments associés des Algues. — De nombreuses Algues sont pourvues de *chromoleucites à chlorophylle*, rouges ou bruns. Les deux pigments surajoutés, la *phycoérythrine* et la *phycophéine*, bien qu'accompagnés de chlorophylle, la masquent entièrement. Ils sont solubles dans l'eau, précipitables par l'alcool, cristallisables, et de nature albuminoïde.

Aussi suffit-il d'abandonner dans l'eau douce des Algues roses (*Floridées*, fig. 3, 10) pour voir le liquide se charger petit à petit de phycoérythrine, tandis que les thalles prennent une teinte verte plus ou moins nette, due à l'isolement de la chlorophylle.

Il arrive même presque toujours dans ces conditions que la phycoérythrine cristallise dans les cellules mortes ; pour obtenir plus sûrement des cristaux de ce pigment, on abandonne des coupes fraîches de ces Algues dans une solution de sel marin à 10 p. 100.

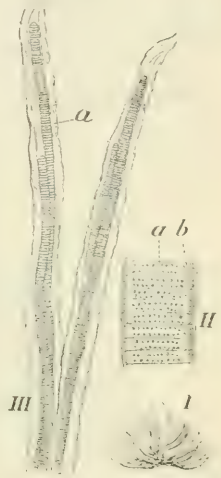


Fig. 90. — I, *Hydrocoleum comoides* (Algue cyanophycée, gr. nat.). — III, deux filaments (les cellules sont très aplaties) ; *a*, couche mucilagineuse extérieure. — II, portion de filament ; *a*, vésicule centrale claire ; *b*, couche protopl. périph., *sans leucites*, imprégnée du pigment vert bleuâtre (Gomont).

Pareillement, les Fucacées (*Fucus*...) doivent leur teinte brune au mélange de chlorophylle et de phycophéine, principe surnuméraire brun. Les Diatomées (fig. 52), Algues silicifiées microscopiques, ordinairement unicellulaires, renferment de la *phycoxanthine*, principe d'un jaune brunâtre.

Quant aux Cyanophycées (Oscillaires... fig. 90 ; Nostoc, fig. 40), Algues d'un vert bleuâtre, elles contiennent un mélange de *phycocyanine*, principe bleu, de *phycoxanthine* et de chlorophylle : mais ces pigments n'existent qu'à l'état d'imprégnation protoplasmique (voy. plus loin *Pigments diffus*), les leucites manquant chez ces plantes.

Cristallisation de la phycocyanine. — La phycocyanine est soluble dans l'eau, comme la phycoérythrine, et de même très altérable.

Pour la faire cristalliser, on traite sa solution aqueuse par une quantité modérée de sulfate d'ammonium, sel adjuvant : on filtre la dissolution, et on l'abandonne à l'évaporation spontanée dans des verres de montre, à l'obscurité. Les cristaux d'un beau bleu qui se déposent appartiennent au système monoclinique ; l'acide nitrique les fait virer au rouge carmin, en les gonflant et en provoquant leur diffluence.

2° Chromoleucites sans chlorophylle. — Les *chromoleucites dépourvus de chlorophylle* sont particulièrement nombreux

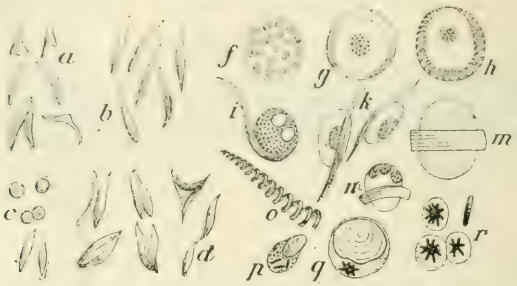


Fig. 91. — Chromoleucites. — *a*, *b*, du fruit d'Asperge ; *c*, fruit jeune de Chèvrefeuille (*Lonicera Caprifolium*) ; *d*, fruit adulte (gr. : 700). — *f* à *o*, de Courge (*Cucurbita Pepo*) ; *f*, leucite avec granulations pigmentaires jaunes ; *g*, leucite avec pigment périph. ; *h*, id., avec spirale jaune et tache verte au centre ; *i*, cristallite jaune, séparé du leucite encore vert et muni de deux grains d'amidon ; *k*, formes voisines, à leucite incolore ; *m*, *n*, tablette crist., sur leucite incolore ; *o*, spirale pigmentaire séparée du leucite (gr. : 900). — *p*, chloroleucite du fruit non mûr du *Lycopersicum pyriforme*, avec grain d'amidon et cristaux de pigment rouge ; *q*, leucite jaune avec amidon et étoile pigmentaire ; *r*, chromoleucites jaunes adultes avec pigment cristallisé, sans amidon ; un cristal est isolé (gr. : 700) (Courchet).

dans les fleurs (fig. 92) et les fruits (fig. 91) ; leurs teintes varient du jaune au rouge.

Ils proviennent, soit de leucites incolores qui élaborent directement le pigment correspondant (racines), soit de corps chlorophylliens dont le pigment vert disparaît, à mesure que se constitue le pigment spécial (fruits...). Les uns et les autres produisent d'abord des granules d'amidon (fig. 91, *p*, *q*), qui sont ensuite utilisés à l'élaboration même des pigments jaune ou rouge ; car *il est constant que l'amidon se résorbe* (*r*), *à mesure que les chromoleucites s'organisent*, comme du reste aussi les chloroleucites (p. 74).

Le principe jaune des plastides de nombreuses fleurs (Hélianthe ou Soleil, diverses Renoncules), offre le même spectre d'absorption que la xanthophylle des feuilles (fig. 89);

l'acide sulfurique le fait virer successivement au vert et au bleu, ce qui rappelle la carotine.

Le pigment des chromoleucites est tantôt amorphe et répandu dans toute la masse du plastide (Seneçon, Primevère); tantôt granuleux (corolle de la Belladone); parfois même il forme de véritables cristaux, comme les aiguilles jaune-orange du fruit mûr du Chèvrefeuille (*Lonicera Xylosteum*) ou de la Tomate (fig. 91, *r*).

3° Chromocristallites. — La matière colorante, au lieu d'imprégner des corpuscules plasmiques ovoïdes ou arrondis, offre parfois pour substratum une formation vaguement cristalline (fig. 91, *b*, *d*), que l'on peut qualifier de *chromocristallite*.

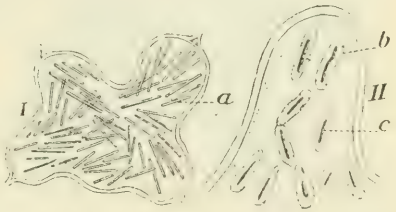


Fig. 92, — I : cellule épid. de pétale jeune de Renoncule (R. *anemonefolius*) ; *a*, chromoleucites jaunes, où le cristalloïde intérieur incolore en baguette prédomine. — II : partie d'une même cellule après l'anthèse ; *b*, chromoleucite jaune ; *c*, cristalloïde (gr. : 600) (Courchet).

Les plus connus sont ceux de la racine de la Carotte, parfois allongés en fuseaux, et ceux du fruit de la Tomate (fig. 91, *r*) et de la Courge (*Curcurbita Pepo*). Dans cette dernière plante (fig. 91, *f* à *o*), les chromocristallites se présentent, soit sous forme de tablettes à contour polygonal net (*m*, *n*), soit sous forme de rubans sinueux ou enroulés en tire-bouchon (*k*, *h*, *o*).

Le pigment orangé de la Carotte et le pigment rouge de la Tomate offrent la réaction de la carotine (p. 65).

4° Pigments dissous dans le suc. — Les principes colorants contenus en dissolution dans le suc cellulaire sont d'ordinaire violets, bleus ou pourpres (*anthocyane*), souvent roses, rarement jaunes. Tels sont ceux des fleurs de la Violette, de la Dauphinelle, de la Passiflore, etc.

Ces pigments sont contenus dans des vésicules protoplasmiques spéciales, par exemple dans l'épiderme de certaines variétés de plantes à feuillage pourpre ou violacé (Hêtre, fig. 93), et ils sont probablement sécrétés par leur fine paroi, ce qui ferait de ces vésicules des hydroleucites (p. 17) ; les acides les font virer au rouge (Violette). Les

pigments rouge vif et rouge carmin, que les alcalis font virer au bleu, existent aussi à l'état de dissolution (fruit de Bryone).

Quand les pigments jaunes sont dissous dans le suc, ce que l'on n'observe que rarement (fleurs de Molène, de Dahlia), leur composition chimique est distincte de celle du pigment jaune des xantholeucites : car l'acide sulfurique les colore en brun ou en rouge, et non en bleu.

Les poils de la gorge corolline de la Pinguicule (fig. 217) offrent ce caractère rare de présenter un pigment jaune ou *xanthique* dans la tête et un autre violet ou *cyanique* dans les cellules du pied.

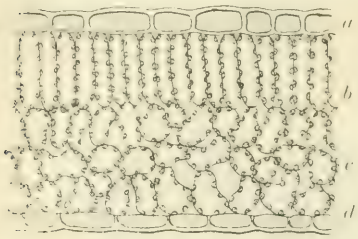


Fig. 93. — Coupe d'une feuille de Hêtre pourpre. — *a*, *d*, épiderme avec anthocyane, pigment protecteur ; *b*, parenchyme chlorophyllien palissadique ; *c*, parenchyme lacuneux.

5° Pigments diffus. — Parmi les pigments qui imprègnent le corps protoplasmique tout entier, il y a lieu de citer, outre ceux des Cyanophycées (p. 69), la *bactériopurpurine*, que renferment plusieurs Bactériacées et qui leur permet d'assimiler l'anhydride carbonique, ce qui en fait un équivalent de la chlorophylle des plantes ordinaires. Ce pigment rouge absorbe surtout les radiations de réfrangibilité moyenne (jaune, vert, vert-bleu) et les radiations infrarouges; le rôle de ces radiations absorbées est mis en évidence de la même manière que pour la chlorophylle (voy. *Assimilation*).

Rôle des pigments. — Seul, le pigment chlorophyllien est bien connu au point de vue physiologique.

On peut néanmoins distinguer provisoirement : 1° des *pigments assimilateurs*, dont la chlorophylle pure est le type, avec la xanthophylle, l'érythrophylle et la bactériopurpurine ; 2° des *pigments protecteurs*, comme l'anthocyane, pigment pourpre, bleu ou bleu violet de diverses feuilles (épiderme du Hêtre pourpre, fig. 93, *a*), fleurs, fruits ou graines ; dans les feuilles, l'anthocyane épidermique, en absorbant certaines radiations, forme un écran protecteur pour le parenchyme vert sous-jacent ; 3° des *pigments d'attraction*, qui font des Insectes et des Oiseaux les instruments de la fécondation croisée (voy. *Pollinisation*) ; 4° enfin des *pigments indifférents*, sans fonction appréciable, comme ceux des racines, peut-être même sans aucune fonction, auquel cas ils représenteraient de simples déchets de nutrition.

5. — Origine et multiplication des corps chloro-

phylliens. — Voyons maintenant comment les corps chlorophylliens prennent naissance dans la plante ; puis, une fois constitués, comment ils se multiplient.

1° Origine. — Pour rechercher l'origine des plastides ou leucites dans la plante, il est nécessaire de remonter aux premiers stades du développement de l'embryon, mieux encore à l'œuf.

Le germe des futurs corps chlorophylliens n'est alors représenté que par de simples vésicules (fig. 94, *b*), à contenu semi-fluide, incolore ou vert pâle, peu apparent, sans granulations autres que de l'amidon, et par

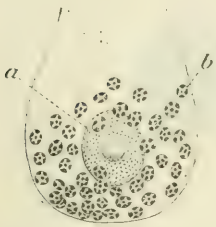


Fig. 94.

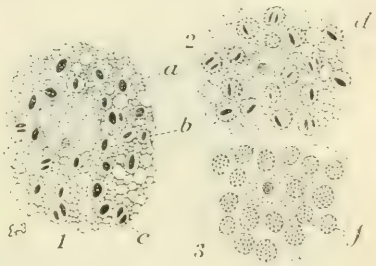


Fig. 95.

Fig. 94. — Base de l'œuf du Daphné (*Daphne Blagayana*). — *a*, noyau avec nucléole ; *b*, leucites avec grains d'amidon composés (Schimper).

Fig. 95. — Formation des chloroleucites de l'embryon du Lupin (*L. mutabilis*). — 1, très jeune ; 2, presque mûr ; 3, mûr ; *a*, réseau protopl. ; *b*, ébauche des leucites ; *c*, amidon formateur ; *d*, chloroleucite net, avec reste d'amidon ; *f*, le même mûr, ayant résorbé tout l'amidon (gr. : 1000).

suite difficile à mettre en évidence (Lin...) ; plus tard seulement le substratum granuleux se constitue, en même temps que la chlorophylle l'imprègne, ce qui fait de la vésicule première un corps chlorophyllien complet, bien distinct du protoplasme ambiant.

Il y a lieu d'admettre que ces plastides originels procèdent de la plante mère, comme le protoplasme et le noyau de l'œuf, et qu'ils ne font par suite que se transmettre, comme ces dernières formations, d'individu à individu, sans jamais s'organiser directement aux dépens du protoplasme.

Cette *continuité des plastides* est manifeste dans diverses Algues : dans les Spirogyres, par exemple, où l'œuf procède, comme l'on verra (voy. *Algues*), de la fusion de deux contenus cellulaires entiers (fig. 81), c'est-à-dire de deux protoplasmes avec les rubans chlorophylliens inclus et de deux noyaux, les corps chlorophylliens de la plante nouvelle proviennent uniquement de la division de ceux de l'œuf et par suite de ceux de la plante mère.

Toutefois, il ne semble pas en être toujours ainsi chez les plantes phanérogames. Dans diverses espèces (Papilionacées : Pois, Lupin...), l'ébauche première des chloroleucites de l'embryon (fig. 95, *b*) apparaît sous forme d'une simple vésicule, remplie de suc cellulaire et limitée par

une paroi protoplasmique analogue à celle des mailles ordinaires (*a* du protoplasme fondamental.

Voici, par exemple, quels sont les stades du développement pour le Pois ou le Lupin. Dans très jeune embryon, les vésicules destinées à être constituées ultérieurement à l'état d'autant de grains verts reçoivent chacune préalablement un granule d'amidon (fig. 95, *b*, *c*), qui peut s'accroître jusqu'à remplir complètement la maille protoplasmique qui le contient. Plus tard, quand la graine entre dans la phase de maturation, une sorte de végétation centripète du protoplasme envahit la vacuole (*d*) et donne lieu au substratum protéique du grain vert, lequel peu à peu s'imprègne de chlorophylle. Pendant cette genèse, le granule d'amidon se résorbe, dans la mesure même où la masse verte s'accroît, jusqu'à disparaître

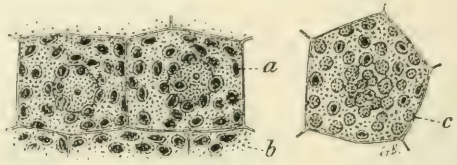


Fig. 96. Fig. 97.

Fig. 96. — Cellules de la tigelle d'un jeune embryon de Haricot (*Phaseolus vulgaris*). *a*, ébauche des futurs leucites, avec grain d'amidon formateur simple; *b*, protoplasme, avec nombreux petits grains d'aleurone (gr. : 1000).

Fig. 97. — Cellule d'un embryon mûr. *c*, leucites jaunâtres, les uns sans amidon, les autres avec reste d'amidon formateur.

entièrement : *l'amidon intervient donc, comme matière première, dans la constitution des corps chlorophylliens* ou *chloroleucites.*

Dès avant la complète maturité de la graine, les chloroleucites sont devenus très apparents, et ils peuvent alors renfermer encore une partie de leur grain d'amidon générateur (Haricot, fig. 97), ou bien l'avoir entièrement résorbé (Lupin blanc, 95, *f*).

Dans la graine mûre, les corps chlorophylliens se contractent en se desséchant et, en outre, ils perdent plus ou moins complètement leur pigment vert. Ce n'est que pendant la germination qu'ils le reconstituent et acquièrent leur structure définitive (voy. *Germination*).

Que l'on considère l'ébauche première des chloroleucites de la plante (fig. 95, *b*) comme de simples vésicules protoplasmiques, ou déjà comme des plastides dont la portion vivante se réduirait à la pellicule périphérique, le développement précédent n'en montre pas moins qu'au nombre des principes générateurs des grains verts figure un hydrate de carbone.

C'est ce que prouve nettement aussi le verdissement du tubercule de Pomme de terre (fig. 120 à 122).

2° Multiplication. — Une fois constitués dans la jeune plante, les corps chlorophylliens et les plastides en général se *multiplient par bipartition :* c'est ce que l'on peut observer, par exemple, dans les jeunes feuilles de Mousses, réduites, comme l'on sait, à un seul plan de cellules.

La bipartition a lieu, après accroissement limité du grain vert, tantôt par *étranglement circulaire progressif* (fig. 98, I), tantôt par *formation d'une cloison albuminoïde incolore* (fig. 98, II); une fois les deux moitiés séparées, elles reprennent, s'il y a lieu, leur croissance. Les deux modes peuvent d'ailleurs se rencontrer dans une seule et même plante; mais le premier est de beaucoup le plus fréquent.

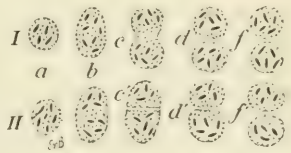


Fig. 98. — Multipl. des chloroleucites. — I, II, les deux modes; *a*, chloroleucites simples avec granules amylacés; *f*, *f'*, les mêmes dédoublés (gr. : 600).

Quand la division par étranglement est incomplète (fig. 78, *d*), les grains verts restent associés en petits chapelets, surtout dans les cellules où ces grains sont nombreux et serrés (fig. 452, *b*).

La division des chloroleucites cesse, dès que les granules

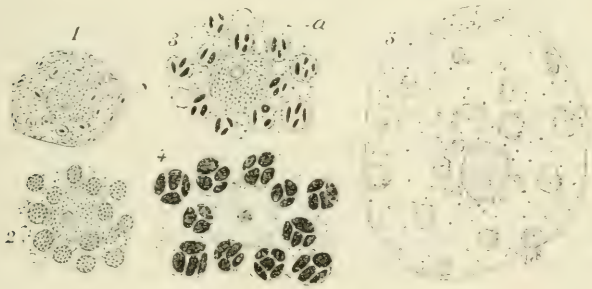


Fig. 99. — Evolution des chloroleucites dans le péricarpe du Haricot (gr. : 1000). — 1, cellule du fruit jeune (1 cm.), avec leucites peu distincts et pourvus d'un peu d'amidon formateur; 2, fruit de 4 cm.; chloroleucites nets; amidon résorbé; 3, fruit de 9-10 cm.; chlor. avec nouvel amidon; 4, fruit décoloré; 5, fruit en voie de dessiccation; leucites peu apparents, sans amidon.

amylacés qu'ils renferment, et qui sont nés de leur activité assimilatrice, dépassent une certaine taille, la production de l'amidon étant alors liée à une dégénérescence marquée de leur substance.

Décomposition des corps chlorophylliens. — Après une phase plus ou moins longue d'activité, au cours de laquelle la chlorophylle se régénère incessamment pour compenser l'effet destructeur des oxydations dont elle est le siège, ce pigment s'altère, et les chloroleucites passent à l'état de simples leucites, à peu près incolores et ordinairement sans amidon. C'est le cas notamment pour les cellules épidermiques de la face

supérieure de la feuille, à cause de l'action trop vive de la lumière solaire, pour les fruits mûrissants (fig. 99, 5) ou encore pour les organes actuellement verts, soumis à un séjour prolongé à l'obscurité.

Ailleurs, la disparition de la chlorophylle est corrélative de la formation d'un nouveau produit, tel qu'un colorant rouge, qui donne lieu à un chromoleucite (fig. 91, *p*, *r*), ou encore un grain d'amidon simple ou composé, comme dans le fruit des Papilionacées (fig. 99, 4).

La figure 99 indique les diverses phases par lesquelles passent les chloroleucites du fruit du Haricot, au cours de la maturation.

Une destruction plus ou moins complète des corps chlorophylliens s'opère, en règle générale, dans tous les organes verts caducs de la plante, notamment dans les feuilles lors de leur chute automnale (fig. 99, 5); les grains verts se réduisent alors à des corpuscules granuleux plus ou moins décolorés, pauvres en substance, sans trace d'amidon, parfois si abondant dans la phase antérieure (4), et bientôt frappés d'inertie.

6. — Conditions du développement de la chlorophylle. — Ces conditions sont les unes *extrinsèques*, les autres *intrinsèques*.

Les premières se résument dans l'intervention de la *radiation calorifique et lumineuse* ; les secondes, dans la présence, à l'intérieur de la plante, de certains *principes générateurs*, nécessaires à la constitution même de la chlorophylle.

1° Condition de radiation. — Pour ce qui concerne le développement de la *xanthophylle*, les radiations calorifiques seules sont nécessaires : il est en effet notoire que ce pigment jaune se constitue dans la plus grande obscurité (plantes étiolées). Il suffit donc que la température soit comprise entre le minimum et le maximum, qui correspondent à la plante considérée.

La *chlorophylle pure*, elle, exige en outre la radiation lumineuse. Parfois cependant le verdissement se produit à l'obscurité, aussi bien qu'à la lumière, par exemple dans diverses Conifères (Pin pignon, Thuya oriental) : les graines de ces plantes, mises en germination dans une chambre noire, donnent des plantules aussi vertes que les plantules normales. Il en est de même des bulbes d'Oignon, de Safran, etc.

Influence de la réfrangibilité des radiations. — Les divers éléments de la radiation solaire totale sont tous capables, mais très inégalement, de provoquer le développement de la chlorophylle dans une plante étiolée ; le verdissement, en d'autres termes, se produit sous l'action des radiations calorifiques infrarouges et des radiations chimiques ultraviolettes.

comme en présence des radiations purement lumineuses, étalées dans le spectre solaire du violet au rouge.

Le verdissement acquiert toujours son *maximum d'intensité dans la lumière jaune* (fig. 100, 3) ; de part et d'autre,

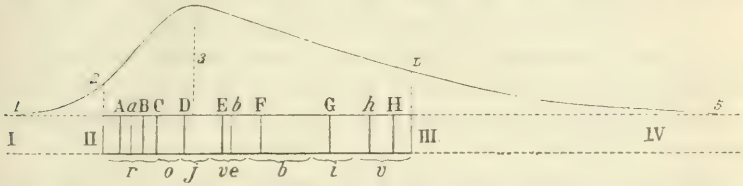


Fig. 100. — Courbe de l'action verdissante des diverses radiations solaires. — I-II, infrarouge. — II-III, spectre lumineux. — III-IV, ultraviolet ; A-H, raies du spectre ; *r*, rouge ; *o*, orangé ; *j*, jaune ; *ve*, vert ; *b*, bleu ; *i*, indigo ; *v*, violet ; 3, maximum d'action verdissante ; 1 et 5, action nulle.

dans le spectre, il va en s'affaiblissant. Il s'annule, dans l'infrarouge (en *1*), à une distance du rouge égale à celle qui sépare le rouge du jaune ; dans l'ultraviolet, il ne devient insensible (en *5*) qu'à une distance du violet égale environ à la longueur entière du spectre lumineux.

La courbe de la figure 100 exprime les variations du pouvoir verdissant pour l'ensemble des radiations du spectre solaire.

Pour étudier l'action propre des diverses radiations, on peut opérer de deux manières.

a) Directement, en divisant un *spectre solaire* pur et suffisamment large, au moyen d'écrans opaques, en compartiments comprenant chacun l'une des principales couleurs spectrales (fig. 101), et en plaçant dans ces compartiments une

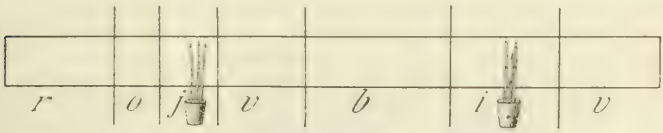


Fig. 101. — Verdissement de plantules étiolées de Blé dans les divers compartiments d'un spectre solaire. *v*, violet ; *i*, indigo ; *b*, bleu ; *v*, vert ; *j*, jaune ; *o*, orangé ; *r*, rouge.

plante étiolée, par exemple une petite plantule de germination (Blé...). On note le temps nécessaire à l'apparition d'une teinte verte sensible à l'œil : or, ce temps est d'autant plus long qu'on s'éloigne davantage de la lumière jaune (*j*).

b) Indirectement, en faisant passer la lumière solaire, préa-

lablement à son arrivée sur la plante étiolée, au travers de *liquides colorés*, renfermés dans des cloches de verre à double paroi ou dans des cuves de verre à face parallèles ; ces liquides forment *écrans* et absorbent certaines radiations.

Par exemple, un écran de bichromate de potassium absorbe le violet, l'indigo et le bleu, mais laisse passer les autres radiations lumineuses : derrière un pareil écran, la production de chlorophylle est très active. La solution d'oxyde de cuivre ammoniacal produit l'effet inverse : dans la lumière bleue-violette qu'elle transmet, le verdissement reste faible.

On peut encore, au lieu d'écrans liquides, recouvrir les plantes étiolées de simples *cloches de verre*, colorées de l'une ou l'autre des nuances spectrales.

Influence de l'intensité de la radiation. — Pour verdir, les plantes se contentent, selon leur nature, de la radiation diffuse (ombre) ou au contraire, cas beaucoup plus fréquent, exigent la pleine lumière.

Seuls, les Conifères et quelques autres plantes (bulbe d'Oignon...) produisent de la chlorophylle à l'obscurité complète.

Lorsque l'intensité de la lumière dépasse une certaine valeur, qui représente l'*optimum lumineux* pour la plante considérée, non seulement la formation du pigment vert est entravée, mais la chlorophylle déjà constituée éprouve une décomposition, qui se traduit par une décoloration plus ou moins marquée de l'organe. De là vient que, chez diverses plantes terrestres, l'épiderme supérieur des feuilles directement exposées à la radiation solaire est très pauvre, sinon même tout à fait dépourvu de pigment vert (fig. 47, 86), tandis que l'épiderme inférieur, impressionné seulement par la lumière plus faible qui a traversé l'organe, en contient le plus ordinairement.

Influence de la température. — Les données expérimentales relatives à la production de la chlorophylle aux diverses températures sont plus nombreuses que celles relatives à l'influence de la lumière. On a déterminé, pour des plantes variées, les trois températures critiques.

Pour l'Orge cultivée, par exemple, le *minimum* de température, au-dessous duquel il n'y a pas de verdissement, est d'environ 5° ; l'*optimum*, température à laquelle le verdissement se fait le mieux, de 30° ; enfin le *maximum*, limite supérieure au delà de laquelle le verdissement cesse de nouveau, d'environ 38°. Pour le Maïs, les trois limites correspondantes sont : 10°, 35° et 40° ; pour le Pois cultivé : 5°, 35° et 40°.

2° Condition d'aliment. — L'apparition de la chlorophylle à la lumière dans les xantholeucites d'une plante étiolée est liée, d'une part à la présence d'*oxygène libre* et de *protochlorophylle*, d'autre part à la présence d'un *grain d'amidon* ou d'un autre hydrate de carbone.

a) La protochlorophylle des xantholeucites est un principe

incolore ou faiblement jaunâtre dans la plante ; ses dissolutions concentrées sont jaunes ou rouges. Son spectre d'absorption n'offre jamais la bande I, caractéristique de la chlorophylle : mais la bande II y est toujours bien tranchée.

Or, c'est à la faveur d'une *oxydation de la protochlorophylle à la lumière* que se constitue le pigment vert.

b) En ce qui concerne l'amidon, on a vu l'importance de cet hydrate de carbone par l'étude même du développement des corps chlorophylliens (*Voir aussi* fig. 120-122).

La réalité de son intervention résulte d'autre part d'essais expérimentaux. Lorsqu'on plonge des feuilles étiolées de Blé ou de Fève, réduites à leur limbe, dans une solution nutritive, le verdissement ne se produit à la lumière que lorsque le sucre compte au nombre des aliments de la solution ; de l'eau légèrement sucrée suffit à provoquer le phénomène.

Il ne faut pas confondre l'amidon transitoire de formation des chloroleucites avec celui qui prend naissance ultérieurement dans leur substratum, au cours de l'assimilation de l'anhydride carbonique à la lumière (voy. *Assimilation*).

Lorsque le séjour d'une plante à l'obscurité se prolonge au delà d'une certaine durée, les principes nécessaires à l'élaboration de la chlorophylle, notamment l'amidon, sont consommés par la plante et finissent par manquer ; en sorte que l'action ultérieure de la lumière ne donne plus lieu à aucun verdissement ; tout au moins la teinte verte reste-t-elle très faible. C'est ce qui a lieu pour les plantules de Lupin, après environ vingt jours de germination active à l'obscurité.

Ajoutons que le *fer*, bien que n'entrant pas dans la constitution même de la chlorophylle, est indispensable à la plante en voie de verdissement.

7. — Leucites ou plastides incolores. — Les tissus ou membres normalement dépourvus de chlorophylle (racines terrestres, rhizomes, étamines, albumen des graines...) renferment dans leurs cellules vivantes des *plastides incolores*, à contenu protoplasmique plus ou moins apparent (fig. 102, I).

Leur rôle le plus ordinaire est d'*élaborer de l'amidon*, qui s'accumule dans leur intérieur sous forme de granules (fig. 102, III) : cette production s'effectue toujours aux dépens de principes organiques (sucres...), qui leur sont transmis par les organes verts de la plante ; car, seuls, les corps chloro-

phylliens sont capables d'élaborer de semblables principes aux dépens de l'anhydride carbonique.

Dans les plantes vertes obscurcies, les chloroleucites se comportent comme des leucites incolores : ceux des feuilles du Haricot d'Espagne, par exemple, privés d'amidon par un séjour prolongé à l'obscurité, reconstituent cette réserve, lorsqu'on plonge ces feuilles par leur base sectionnée dans une solution sucrée.

Dans le tubercule de la Pomme de terre, dans la racine de Ficaire, etc., la réserve d'amidon que ces organes accumulent en si forte proportion procède de l'activité sécrétrice de leucites incolores, dits alors *amyloleucites* ou *amyloplastes* (fig. 38, *b*, *c*).

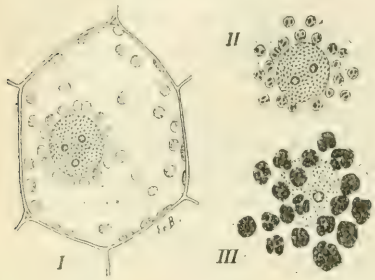


Fig. 102 à 104. — Rhizome du Polygonate (*Polygonatum vulgare*). — I. cellule jeune avec leucites sans amidon. — II, III, stades plus avancés ; leucites avec amidon (gr. : 1000).

Ailleurs, des corpuscules analogues, nommés *éléoleucites* ou *élaïoplastes*, rares il est vrai, élaborent des gouttelettes oléagineuses (p. 140).

On a vu que les vésicules à suc cellulaire peuvent être considérées aussi comme des leucites, dont la paroi seule, fort délicate, est vivante, et le contenu fluide inerte ; ce sont, en un mot, des *hydroleucites* (p. 17), produisant les uns du tanin, d'autres de l'oxalate de calcium (fig. 176, V), d'autres encore de l'albumine. Ce dernier cas correspond spécialement à certains *grains d'aleurone* des graines.

8. — Grains d'aleurone. — Les corpuscules albuminoïdes, qualifiés de *grains d'aleurone*, sont spéciaux aux graines et constituent leur réserve azotée par excellence ; on les rencontre, soit dans l'albumen (Ricin...), soit dans les cotylédons (Lupin...). Ceux de la radicule, de la tigelle et de la gemmule de l'embryon restent fort petits (fig. 96, *b*).

1° Structure. — Ordinairement arrondis, incolores ou jaunâtres, les grains d'aleurone offrent à considérer (fig. 105) : 1° une *substance fondamentale* amorphe (*II*, *c*) ; 2° une très fine *membrane limitante*, qui toutefois peut manquer ; 3° enfin

fréquemment des *inclusions*, savoir : des *cristalloïdes protéiques* (*I, a*) ; des *globoïdes*, combinaisons organiques à base

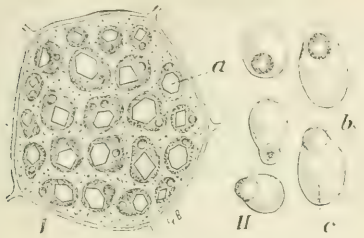


Fig. 105.

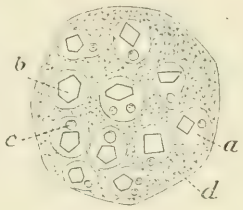


Fig. 106.

Fig. 105. — I, cellule d'albumen de Ricin ; *a*, grains d'aleurone avec cristalloïde et globoïde. — II, grains isolés, observés dans l'huile ; *b*, globoïde ; *c*, substance fondamentale amorphe (cristalloïde invisible).

Fig. 106. — Cellule d'albumen de Ricin, en voie de développement. *a*, vésicules à suc albumineux, futurs grains d'aleurone ; *b*, cristalloïde ; *c*, globoïde ; *d*, protoplasme avec huile émulsionnée (gr. : 800).

de chaux et de magnésie (malo-ou glycérophosphate de calcium et de magnésium) (fig. 106, *c*) ; enfin des *cristaux d'oxalate de calcium* (fig. 111, *f* et 112, *b*).

a) *Substance fondamentale.* — Elle est parfois soluble dans l'eau, comme dans les graines d'Ombellifères, du Ricin : pour l'observer, on plonge alors les coupes dans la glycérine pure

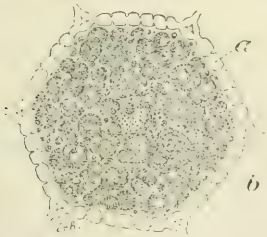


Fig. 107.

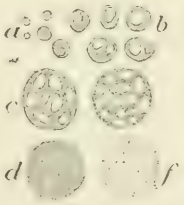


Fig. 108.

Fig. 107. — Cellule de parenchyme des cotylédons du Lupin blanc. — *a*, membrane avec épaississements de cellulose de réserve (voy. *Graine*) et ponctuations ; *b*, grains d'aleurone, vus dans l'eau ; au centre, le noyau (gr. : 800).

Fig. 108. — Formation des grains d'aleurone. — *a*, grains jeunes, compacts, du Lupin ; *b*, *c*, grains plus âgés, vacuolaires, de la graine presque mûre ; *d*, grain d'aleurone intact du Haricot ; *f*, le même dans l'eau, réticulé.

ou encore dans l'alcool. Ailleurs, elle est en majeure partie insoluble, comme dans diverses Papilionacées (Lupin, Fève) et Céréales, où elle subsiste dans l'eau sous la forme d'une

masse spongieuse, à mailles très fines (fig. 107, 108), d'un principe, nommé *conglutine* chez les Légumineuses, *gluten* chez les Céréales. La substance fondamentale des grains d'aleurone se dissout toujours facilement dans les alcalis étendus.

Conglutine; gluten. — *a*) Pour préparer la *conglutine*, on traite de la poudre de graine de Lupin blanc, qui en est particulièrement riche, par la potasse étendue, jusqu'à faible réaction alcaline du mélange ; on passe la liqueur reposée à travers un linge, et on y verse un léger excès d'acide acétique : le précipité granuleux blanc, très abondant, qui se produit n'est autre que la conglutine. On le purifie en répétant l'opération.

b) Le *gluten* s'extrait de la farine de Blé. A cet effet, on malaxe de la pâte de farine sous un filet d'eau froide pour provoquer le départ de l'amidon, ce qui donne une eau blanche ; au bout de quelque temps, il reste en main une masse grise et élastique, que l'on dessèche : c'est le gluten.

Le gluten renferme deux principes bien distincts : la *gluténine* ou *gluten-caséine*, principe inerte, non gonflable à l'eau, comparable à la conglutine, et la *gliadine* ou *gluten-fibrine*, substance agglutinante, qui lie la pâte de farine et lui permet de lever sous l'action de la Levure.

Pour isoler ces deux composants, on délaye 200 grammes de gluten frais dans un litre d'une solution de potasse au $\frac{3}{1000}$ et on ajoute au mélange de l'alcool pur, jusqu'à obtenir une concentration de 70 degrés. On neutralise ensuite la liqueur exactement par l'acide sulfurique : le précipité qui se produit est la gluténine (conglutine). Quant à la liqueur, elle laisse la gliadine, après évaporation, sous forme d'une masse de consistance pâteuse.

Le gluten des bonnes farines de Blé renferme de 25 à 35 p. 100 de gluténine et le reste en gliadine. Les farines de Céréales qui sont trop pauvres en principe agglutinant (Maïs, Seigle) ne laissent pas extraire leur gluten par malaxation de la pâte à l'eau. C'est ainsi qu'on trouve 47 p. 100 seulement de gliadine dans le Maïs, 15 p. 100 dans l'Orge, 14 p. 100 dans le Riz, et à peine 8 p. 100 dans le Seigle.

Soufre et phosphore aleurique. — Les albuminoïdes aleuriques renferment du soufre, et, en combinaison instable, une petite proportion d'acide phosphorique (conglutine), qui redevient libre dès les premiers stades de la germination.

Ce soufre organique est plus abondant dans l'Avoine et le Blé que dans les Légumineuses ; chez ces dernières, le soufre existe surtout à l'état minéral de sulfates. L'aleurone du Lupin contient environ 1 p. 100 de soufre.

b) Inclusions. — Les inclusions peuvent se présenter *isolées* ou *groupées*.

Ainsi, chez les Graminées, les grains d'aleurone renferment simplement un petit groupe de globoïdes ; chez diverses Ombellifères, c'est une *mâcle* ou *oursin* d'oxalate de calcium (fig. 111, *f* ; 112, *b*), c'est-à-dire un amas de cristaux

prismatiques, disposés en rayonnant autour d'un centre commun.

Quand les cristalloïdes existent, ils sont toujours accompagnés de globoïdes (fig. 111, *a-d*). Les cristalloïdes se présentent ordinairement sous la forme de tablettes : ces dernières sont rhomboïdales dans l'Ethuse (Petite-Ciguë) ; rhomboïdales, hexagonales ou octogonales dans le Ricin (fig. 105), etc.

Les grains d'aleurone de diverses Légumineuses (Haricot, Pois...) manquent d'inclusions et ne consistent qu'en un

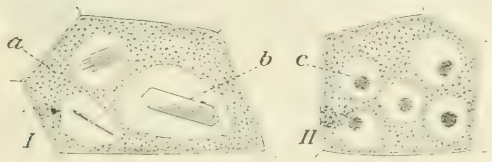


Fig. 109. Fig. 110.

Fig. 109 et 110. — Cellules cotylédonaires d'une graine presque mûre de Scorzonère (*Scorzonera hispanica*). — *a*, protoplasme avec huile emulsionnée ; *b*, oxalate de calcium (prisme et raphides) et suc albumineux des futurs grains d'aleurone ; *c*, globoïdes de grains d'aleurone sans cristaux (Wakker).

réseau insoluble de conglutine, dont les mailles sont occupées par une dissolution albuminoïde épaisse (fig. 108, *c*).

Observation des grains d'aleurone. — Pour mettre en évidence les grains d'aleurone du Ricin, par exemple, on fait séjourner d'abord les coupes de l'albumen dans l'alcool absolu pendant 24 heures, pour fixer la substance fondamentale ; puis on les plonge dans une solution de tanin à 25 p. 100 environ. Après les avoir lavées à l'eau, on les passe dans une solution de bichromate de potassium. On lave une nouvelle fois à l'eau, et on monte dans la glycérine. Les grains d'aleurone apparaissent de la sorte colorés nettement en jaune ou en brun.

On peut remplacer le bichromate par une solution au dixième de sulfate de fer, ce qui donne un précipité bleu (bleu de Prusse), passer les coupes colorées dans l'essence de girofle et les monter ensuite dans le beaum de Canada.

2° Origine des grains d'aleurone. — *a*) Les *grains d'aleurone à inclusions*, qui sont de beaucoup les plus nombreux, naissent de la manière suivante.

Au cours de la maturation de la graine, les cristalloïdes et les globoïdes se constituent au sein de certaines *vésicules protoplasmiques* ou *hydroleucites* (fig. 106, *a* ; 110 ; 112), tandis que parallèlement le suc de ces vésicules se charge de principes albuminoïdes dissous et acquiert une réaction alca-

line. A la maturité, la dissolution protéique plus ou moins épaisse se concrète par suite du desséchement de la graine.

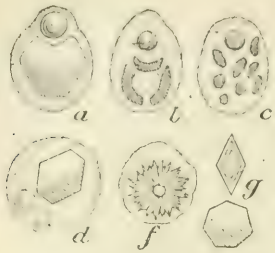


Fig. 111.

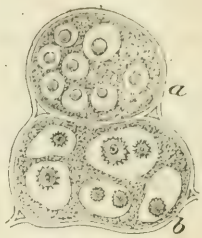


Fig. 112.

Fig. 111. — *a*, grain d'aleurone de la graine du Lin, avec globoïde et cristalloïde ; *b*, *c*, le même pendant la germination, montrant la fragmentation du cristalloïde ; *d*, grain d'aleurone du Ricin ; *f*, de Phellandrie (avec cristal d'oxalate de calcium) ; *g*, cristalloïdes isolés.

Fig. 112. — Cellules d'albumen du Carvi (Ombellifère), avant la maturité ; *a*, grains d'aleurone à globoïdes ; *b*, grains d'aleurone à cristaux d'oxalate de calcium (Ludtke).

ce qui fait apparaître la substance fondamentale ; la vésicule tout entière forme alors le grain d'aleurone. Ce dernier représente donc une vésicule protoplasmique concrétée, dont la membrane limitante a préalablement sécrété les principes protéiques inclus.

Fig. 113. — Cellule cotylédonaire de Fève, avant la maturité (gr. : 1000). — *a*, premier état des grains d'aleurone ; *b*, vésicules à suc cellulaire ; *c*, amidon de réserve.

b) Les *grains d'aleurone sans inclusions* de diverses Légumineuses naissent au contraire *directement dans le protoplasme*, le long des bandelettes de son réseau, sous forme de *corpuscules pleins* (fig. 113, *a*) ; plus tard, ces derniers se creusent de vacuoles tout en s'accroissant (fig. 108), ce qui donne à leur substance propre, insoluble dans l'eau, l'aspect spongieux qui lui est particulier.

A la maturité, la solution albumineuse des mailles se concrète, comme dans le cas précédent, et le grain d'aleurone définitif offre un aspect uniformément compact.

Les premiers granules aleuriques n'apparaissent dans ces

graines que lorsqu'elles approchent de leur taille de maturité ; ils se constituent en premier lieu dans les assises les plus extérieures des cotylédons, et, dans chaque cellule, d'abord à la périphérie, sous la membrane.

9. — Cristalloïdes. — Les cristalloïdes (fig. 114) sont des

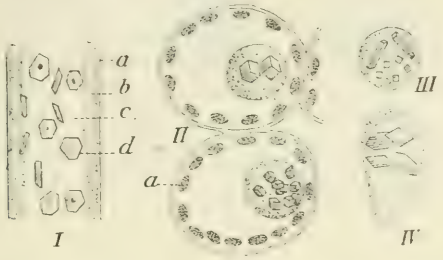


Fig. 114 à 116. — Cristalloïdes. — I, tube sporangifère de Mucor (gr. : 250) ; *a*, membrane ; *b*, couche protoplasmique ; *c*, suc ; *d*, cristalloïdes inclus (Van Tieghem). — II, écorce de la feuille du Polypode (*P. venosum*), avec cristalloïdes nucléaires ; *a*, corps chloroph. — III, noyau du *Polypodium loriceum*. — IV, noyau d'Acrostic (*Acrostichum flagelliferum*) (Poirault) (gr. : 550).

corpuscules albuminoïdes, à contour géométrique ordinairement régulier, que l'on rencontre, soit *dans les grains d'aleurone* et les *leucites*, soit *dans le protoplasme*, soit *dans le noyau*. Les cristalloïdes aleuriques sont spéciaux aux graines ; les autres peuvent se constituer dans une cellule quelconque de la plante.

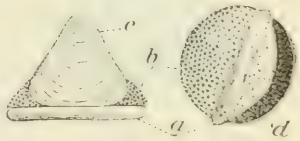


Fig. 117. Fig. 118.

Fig. 117. — Phajus (*Phajus grandifolius*, Orchidée).

Fig. 118. — Acanthéphippe (*Acanthephippium sitheteuse*). — Chloroleucites de tubercules verdis ; *a*, cristalloïde ; *b*, chloroleucite granuleux ; *c*, grain d'amidon à hile excentrique ; *d*, id., presque résorbé (gr. : 800) (Meyer).

Les cristalloïdes protéiques se distinguent par plusieurs caractères des cristaux proprement dits, dont ils offrent l'aspect.

D'abord, leur pellicule périphérique offre une plus grande densité que le reste de leur substance ; les matières colorantes (vert d'iode...) s'y fixent énergiquement ; enfin l'eau, ou mieux une solution très étendue de potasse, les gonfle, en modifiant leurs angles.

a) Les cristalloïdes *libres dans le protoplasme* sont assez rares. On en observe dans la feuille de la Passiflore (*Passiflora cærulea*) ; dans le tubercule de la Pomme de terre (fig. 121, *d*),

où les assises sous-jacentes au liège périphérique renferment, dans certaines cellules, un cristalloïde cubique très net ; la tige aérienne de la même plante en produit aussi, surtout dans le parenchyme cortical et libérien, où ils sont rassemblés

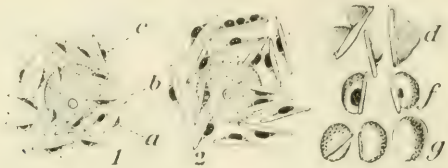


Fig. 119. — Tubercule de *Phajus grandifolius*. — 1, noyau d'une cellule jeune ; *a*, leucites granuleux, petits ; *b*, cristalloïde ; *c*, début du grain d'amidon. — 2, état plus avancé. — *d*, grain d'amidon montrant le hile excentrique ; *f*, chloroleucites vésiculeux du tubercule verdi, avec amidon en régression ; *g*, *id.*, adultes, avec substance verte souvent unilatérale (gr. : 400).

parfois au nombre de plus de cinq dans une cellule, et simples ou géminés. Citons enfin les Algues rouges ou Floridées,

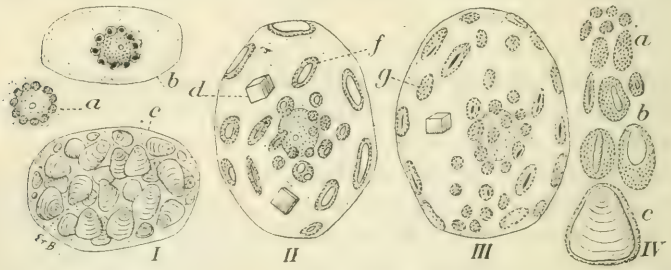


Fig. 120. Fig. 121. Fig. 122.

Fig. 120. — I, tubercule de Pomme de terre non verdi. — *a*, noyau d'une cellule périphérique, avec couronne de petits leucites sans amidon ; *b*, cellule plus intérieure, avec leucites pourvus d'amidon ; *c*, cellule plus int. encore, remplie de grains d'amidon de petite taille (voy. aussi fig. 38).

Fig. 121. — II, III, tubercule en voie de verdissement. — *d*, cristalloïde cubique ; *f*, corps chlorophyllien avec reste du grain d'amidon ; *g*, chloroleucite complet, sans amidon ou seulement avec trace.

Fig. 122. — IV. Résumé ; *a*, chloroleucites sans amidon des assises périph. ; *b*, *id.*, plus intérieurs avec reste de leur amidon générateur ; *c*, grain d'amidon d'une assise profonde avec simple couche verte (gr. : 500).

toutes pourvues de cristalloïdes octaédriques, et les Moisissures, qui en offrent dans leurs tubes sporangifères (fig. 114, I), en forme de tablettes irrégulièrement hexagonales.

b) Parfois les cristalloïdes sont localisés *dans les corps chlorophylliens*, comme dans l'Acanthéphippe (fig. 118, *a*), ou simplement appliqués contre eux, comme dans le Phajus

(Orchidée (fig. 117, *a* et 119). Les chromoleucites peuvent aussi en renfermer (Renoncule, fig. 92, *c*).

c) Quant aux *cristalloïdes du noyau*, ils sont particulièrement nombreux chez diverses Cryptogames vasculaires, notamment dans la feuille de certains Polypodes (Fougères), où ils affectent la forme de cubes ou de dodécaèdres (fig. 114, II, III), ainsi que chez quelques Dicotylédones, spécialement le Mélampyre des champs (Scrophularinée), où ils sont très développés.

Au moment de la caryokinèse, les cristalloïdes nucléaires sortent du noyau et restent dans le protoplasme, comme certains nucléoles (fig. 73, II, *b*) ; une fois les deux noyaux-filles constitués, de nouveaux cristalloïdes s'y développent.

II. — Produits azotés dissous

Les produits azotés solubles, élaborés par la cellule végétale, sont ordinairement quaternaires (C, H, O, Az). Les principaux sont : les *composés albuminoïdes* et les *diastases*, les plus complexes de tous ; les *peptones ;* les *amides* et la majeure partie des *alcaloïdes* (quelques-uns sont ternaires sans azote).

Etudions successivement ces produits.

1. — Albuminoïdes dissous. — Le suc cellulaire renferme presque toujours de l'*albumine proprement dite*, c'est-à-dire un principe directement coagulable par la chaleur, ou de la *caséine végétale*, coagulable seulement en présence des acides, ou encore de la *lécithine*, albuminoïde phosphoré.

Le premier de ces principes compte, en petite proportion, au nombre des réserves du grain de Blé ; le second est particulièrement abondant dans les graines des Légumineuses, d'où son autre nom de *légumine ;* la lécithine enfin se rencontre dans les feuilles en voie d'assimilation, puis dans les organes floraux (étamines, pistil) : le pollen surtout en est abondamment pourvu.

La partie soluble des grains d'aleurone se rattache aussi aux principes précédents. Ainsi, en faisant macérer dans l'eau de la poudre de graines de Lupin, de Pois, de Haricot, puis, filtrant la liqueur, on obtient par simple ébullition, grâce à l'acide citrique du suc, un abondant coagulum blanc de caséine.

Tous ces albuminoïdes renferment dans leur molécule,

indépendamment de leurs quatre éléments fondamentaux, du soufre et même du phosphore : la lécithine, par exemple, a pour formule $C^{42}H^{84}AzPhO^{9}$; ils sont amorphes.

Cristallisation de l'albumine. — On a pu cependant, par l'action déshydratante ménagée et progressive de l'alcool sur l'albumine, obtenir ce corps (blanc d'œuf...) à l'*état cristallisé*, et reconnaître, en procédant à la cristallisation fractionnée des produits obtenus, l'existence de plusieurs *albumines simples* dans le blanc d'œuf, caractérisées chacune par un pouvoir rotatoire optique déterminé.

2. — Diastases. — Ces produits, nommés encore *zymases, enzymes, ferments solubles*, comptent au nombre des composés les plus importants qui procèdent de l'activité du protoplasme. Ce sont des principes azotés complexes, peut-être même de véritables albuminoïdes, difficilement cristallisables, faiblement diffusibles, et de fragilité telle qu'ils ne résistent généralement pas à une température de 60 à 70°.

Par contre, ils sont peu sensibles aux basses températures : ainsi, une solution de diastase proprement dite, soumise à la température de — 15° pendant plusieurs heures, ne perd pas ses propriétés. La lumière solaire ou électrique, notamment les radiations violettes et bleues, les décompose.

Physiologiquement, les diastases représentent les *agents de digestion des réserves*, que la plante renferme sous une forme inassimilable et qu'elle est appelée tôt ou tard à utiliser pour sa nutrition : à cet effet, elles agissent par *hydratation*, et de la sorte transforment ces principes de réserve en produits assimilables. C'est cette action hydratante que subissent, au moment de la germination, les aliments inassimilables des graines, des tubercules, etc., avant d'être véhiculés aux foyers de croissance qu'ils doivent alimenter.

Diastases oxydantes. — Par exception, quelques diastases, au lieu d'être hydratantes, sont *oxydantes*. Telle est la *laccase*, extraite d'abord du latex des arbres à laque (*Rhus*...) et rencontrée depuis dans un grand nombre d'autres végétaux, tels que le Trèfle et la Luzerne (feuille), la Betterave et la Carotte (racine), le Pommier (fruit), ainsi que de nombreux Champignons. C'est même à l'action oxydante de la laccase que le latex des arbres précités doit de se solidifier rapidement à l'air pour se constituer en laque. On ignore encore son rôle dans la plante vivante.

Le mélange de teinture de Gaïac et d'eau oxygénée bleuit les principes diastasiques ; cette réaction bleue se produit, par exemple, dans la zone périphérique du grain de Blé (assise protéique, voy. *Graine*). Seuls, les ferments oxydants bleuissent directement dans la teinture de Gaïac, ce que l'on observe sur une tranche fraîche de Carotte ou de Betterave.

Un caractère important des diastases est qu'*en toute petite quantité*, elles sont *capables de décomposer une quantité relativement énorme des substances sur lesquelles elles agissent*. Au cours de cette action, la diastase se détruit peu à peu.

On n'a pas réussi jusqu'ici à préparer les diastases à l'état entièrement pur, faute de pouvoir les faire cristalliser.

On les isole d'ordinaire, en les précipitant de leurs dissolutions *par l'alcool concentré* en grand excès : elles se présentent alors, mêlées à des principes inertes, sous forme d'une poudre blanche ou grisâtre.

Considérons successivement les diastases qui agissent : 1° sur les hydrates de carbone ; 2° sur les corps gras ; 3° sur les albuminoïdes ; 4° sur les glucosides.

1° Diastases agissant sur les hydrates de carbone. — *a*) *Diastase proprement dite* ou *amylase*. — Cette diastase la plus anciennement connue, qui a donné son nom à la classe entière de ces substances, a pour rôle spécial d'*hydrater l'amidon* ou *fécule* $(C^6H^{10}O^5)^n$ ($n = 5$ environ), principe insoluble, et de le transformer en *dextrine*, corps de même composition centésimale que l'amidon, et en *maltose*, sucre du groupe des saccharoses. La dextrine se transformant à son tour par hydratation en ce dernier produit, le *maltose devient le produit définitif de la digestion* (p. 113).

On peut exprimer schématiquement l'hydratation de la manière suivante, en faisant par exemple $n = 3$:

$$\underset{\substack{\text{Amidon ; mieux}\\\text{amylodextrine (p. 113)}}}{(C^6H^{10}O^5)^3} + H^2O = \underset{\text{Dextrine}}{C^6H^{10}O^5} + \underset{\text{Maltose}}{C^{12}H^{22}O^{11}}$$

$$\underset{\text{Dextrine}}{2\,C^6H^{10}O^5} + H^2O = \underset{\text{Maltose}}{C^{12}H^{22}O^{11}}$$

Selon la température, les proportions de dextrine et de maltose changent : ainsi, au dessous de 60°, on obtient plus de maltose que de dextrine, et c'est le contraire entre 60 et 70°, température à laquelle la diastase est près d'être détruite par la chaleur. Au-dessous de zéro, l'hydratation est très atténuée.

L'action saccharifiante de la diastase est entravée à ce point par la lumière qu'elle peut ne plus représenter que le seizième de ce qu'elle est à l'obscurité.

Préparation de la diastase. — On emploie d'ordinaire le

malt, c'est-à-dire de la poudre d'Orge qui a germé pendant quelques jours et qui renferme alors le principe nécessaire à la digestion de l'amidon du grain, précisément l'amylase.

On fait digérer le malt frais pendant vingt-quatre heures avec deux ou trois fois son poids d'alcool faible, à environ 20°; on filtre la liqueur et on la précipite par le double de son volume d'alcool absolu. On rassemble le précipité sur un filtre : il renferme, outre la diastase, des principes albuminoïdes inertes, coagulés par l'alcool. On l'additionne d'eau froide, on filtre, et on traite à nouveau la dissolution par l'alcool fort. On dessèche enfin le précipité dans le vide : c'est une poudre blanche, qui représente l'amylase à peu près pure.

Pour éprouver son action, on délaye un peu d'amidon dans une dissolution d'amylase, en ayant soin d'aciduler très légèrement la liqueur, précaution inutile quand on opère avec de l'amidon cuit (*empois*); on observe ensuite de temps en temps au microscope les corrosions, indices de l'action digestive que subissent les grains d'amidon (fig. 145).

L'existence du maltose se reconnaît chimiquement; ce sucre réduit le *réactif cupro-potassique*, liqueur alcaline à base de sulfate de cuivre (liqueur de Fehling), en donnant lieu à un précipité rouge de sous-oxyde de cuivre.

b) *Invertine* ou *sucrase*. — L'invertine est spécialement destinée à *hydrater le saccharose proprement dit* (sucre de Canne ou de Betterave), principe inassimilable, quoique soluble, et de le transformer en *deux glucoses* isomères, savoir, le *dextrose* (glucose proprement dit), qui dévie à droite le plan de polarisation de la lumière, et le *lévulose* (*fructose*, sucre de fruits), qui fait tourner ce même plan vers la gauche :

$$\underset{\text{Saccharose}}{C^{12}H^{22}O^{11}} + H^2O = \underset{\text{Dextrose}}{C^6H^{12}O^6} + \underset{\text{Lévulose}}{C^6H^{12}O^6}$$

Ce mélange d'un nombre égal de molécules de dextrose et de lévulose est lévogyre, c'est-à-dire dévie à gauche le plan de polarisation, parce que le pouvoir rotatoire du lévulose est supérieur à celui du dextrose. On lui donne le nom de *sucre interverti*, précisément à cause de sa réaction optique inverse de celle du saccharose, qui, en effet, est dextrogyre.

Une trace d'acide favorise l'action hydratante de la sucrase ; les alcalis l'entravent.

Pour *préparer l'invertine*, on a recours d'ordinaire à la Levure de bière. Lorsque ce Champignon végète dans une solution nutritive renfermant du sucre de Canne, il n'absorbe ce sucre qu'après l'avoir interverti ; à cet effet, il excrète de l'invertine. On traitera donc la liqueur, où végète activement la Levure, par l'alcool concentré, en opérant comme il a été dit pour l'amylase.

c) *Lactase*. — Cette diastase transforme par hydratation le *lactose* ou sucre de lait ($C^{12}H^{22}O^{11}$) en deux glucoses, le *dextrose* et le *galactose*. Elle est sécrétée notamment par la Levure qui, dans le kéfir (voy. *Symbiose*), coexiste avec une Bactérie.

On le prouve en utilisant la faculté des Bactéries phosphorescentes de continuer à luire, lorsqu'on leur donne, comme aliment carboné, du glucose ou du galactose, tandis qu'elles s'obscurcissent en présence du lactose, sucre inassimilable. Et en effet, si l'on introduit de la Levure de kéfir dans une culture de Bactéries phosphorescentes, nourries avec du lactose et jusqu'alors obscures, la luminosité se manifeste à nouveau, preuve du dédoublement du lactose par la lactase.

d) *Pectase*. — Ce ferment soluble transforme la *pectine*, principe ternaire soluble des sucs végétaux, en acide pectique, corps insoluble et facilement gélatinisable : c'est là la *fermentation pectique*.

Il est à remarquer que la transformation ne s'accomplit qu'en présence des sels de calcium du suc, en sorte que l'acide pectique passe à l'état de pectate de calcium. Aussi suffit-il d'éliminer la chaux par une quantité exacte d'oxalate de potassium pour arrêter la gélatinisation de la pectine. Quelque chose d'analogue a lieu pour la coagulation du sang, lors de la transformation du fibrinogène.

Les acides libres exercent une action retardatrice très nette sur le phénomène, même à dose très faible ; et pour peu que l'acidité augmente, la transformation cesse. Toutefois, l'influence des acides organiques (acide citrique...) est sensiblement moindre que celle des acides minéraux.

La fermentation pectique se produit dans tous les sucs de fruits (Groseille...), abandonnés à eux-mêmes pendant un ou deux jours ; c'est grâce à elle que ces sucs se transforment ensuite en gelée, après concentration.

Préparation de la pectase. — On extrait facilement la pectase du suc de la Carotte ou de la Betterave ; on la rencontre aussi dans les feuilles du Trèfle, de la Luzerne, de la Pomme de terre, etc. Elle y est même assez abondante et assez active pour que le suc de ces plantes, additionné d'un volume égal d'une solution de pectine à 2 p. 100, gélatinise cette dernière en moins d'une minute. Avec les feuilles de Courge, il faut de 1 à 3 minutes ; avec celles du Maïs, 8 minutes ; 15 minutes sont nécessaires avec la racine de Carotte jeune, et 2 heures avec la même, adulte ; 20 minutes avec la feuille du Lilas.

Pour *préparer la pectase*, on chloroformise d'abord un demi-litre ou un litre de suc de Trèfle ou de Luzerne pour anesthésier les Bactéries. Après 24 heures, la filtration est facilitée par la formation d'un précipité ; la liqueur filtrée est traitée par deux fois son volume d'alcool à 90°. On recueille le précipité et on le redissout dans un peu d'eau ; après filtration, on précipite une nouvelle fois la pectase par un excès d'alcool ; enfin on la dessèche. C'est alors une poudre blanche. Un litre de suc donne de 5 à 8 grammes de pectase.

e) *Cellulase.* — On entend sous ce nom la diastase, non encore isolée, qui intervient lors de l'attaque des membranes cellulosiques et transforme la cellulose en glucose ou en un sucre voisin. Cette action est particulièrement remarquable dans les graines en voie de germination : les membranes de l'albumen, tissu de réserve, sont en effet totalement digérées par l'embryon, pendant son développement (voy. *Germination*).

f) L'*inulase* transforme l'inuline (p. 117) en lévulose, lors de la consommation de cette réserve (Dahlia...).

2° Diastases agissant sur les corps gras. — *Saponase.* — La *saponase* opère la *décomposition des corps gras en acides gras* (p. 142) et en autres produits, jusqu'ici indéterminés, mais parmi lesquels ne figure pas la glycérine.

Elle prend naissance dans les graines oléagineuses (Ricin...) au moment de la germination, et c'est de l'extrait aqueux de ces graines qu'on peut l'isoler au moyen de l'alcool.

3° Diastases agissant sur les albuminoïdes. — Les diastases de ce groupe, beaucoup moins connues que les précédentes sont : la *pepsine*, qui agit en milieu acide, la *trypsine* et la *présure* ; cette dernière coagule la caséine du lait, comme la présure animale.

La pepsine et la trypsine prennent naissance dans les graines au début de la germination, pour transformer en *peptones* les albuminoïdes de réserve (grains d'aleurone...). Mais les peptones n'apparaissent là qu'à titre tout à fait transitoire ; elles sont en effet converties au fur et à mesure, par un dédoublement plus profond, en principes cristallisables plus simples, notamment des amides (asparagine, leucine, p. 96).

Une diastase peptonisante existe probablement dans le liquide visqueux qui couvre le renflement terminal des tentacules foliaires du Rossolis (*Drosera*) (voy. *Digestion*, fig. 655), et grâce auquel cette plante peut attaquer les parties molles du corps de petits Insectes.

On a extrait du fruit du Concombre (*Cucumis utilissimus*) un principe voisin de la trypsine ; la *papaïne* du latex du Carice (*Carica papaya*) et du Figuier s'en rapproche. Comme la papaïne, la diastase du Concombre agit de préférence dans un milieu alcalin : elle dissout l'albumine coagulée et la transforme non seulement en peptones, mais encore en amides (leucine, p. 98), par hydratation.

Les plantules de Vesce et de quelques autres espèces renferment une pepsine, capable d'attaquer la fibrine, aussi bien que les grains d'aleurone.

4° Diastases agissant sur les glucosides. — Les principales diastases de ce groupe sont : l'*émulsine* et la *myrosine*.

Elles décomposent certains glucosides (p. 124) en *glucose*, produit constant, et en d'autres composés, variables avec la nature du glucoside considéré.

a) Emulsine. — Ce principe diastasique se rencontre dans l'embryon de diverses Rosacées, notamment dans celui des Prunées (Amandier doux et amer, Abricotier, Pêcher, Cerisier), de quelques Pomacées (Pommier, Coignassier, Sorbier), ainsi que dans la feuille médicinale du Laurier-cerise.

En chauffant un mélange de deux centimètres cubes d'acide chlorhydrique pur, d'une goutte d'une solution aqueuse d'orcine au dixième et d'un milligramme d'émulsine en poudre, on voit apparaître une coloration violette, qui bientôt donne lieu à un précipité bleuâtre : cette réaction microchimique permet de distinguer l'émulsine des principes albuminoïdes ordinaires, avec lesquels les diastases offrent de très grandes analogies.

L'acide chlorhydrique, employé seul, à l'ébullition, donne une teinte rose ou violacée.

L'émulsine est douée de la propriété d'*hydrater l'amygdaline*, glucoside que renferment aussi les feuilles du Laurier-cerise et toutes les graines précitées, sauf les amandes douces. De cette hydratation résulte d'abord du glucose, puis de l'essence d'amandes amères (hydrure de benzoïle) et de l'acide

cyanhydrique, ces deux derniers corps facilement reconnaissables à leur odeur :

$$\underset{\text{Amygdaline}}{C^{20}H^{27}AzO^{11}} + 2\,H^2O = 2\,\underset{\text{Glucose}}{C^6H^{12}O^6} + \underset{\text{Hyd. de benzoïle}}{C^7H^6O} + \underset{\text{Ac. cyanhydrique}}{CAzH}$$

Cette décomposition ne s'effectue pas dans les organes intacts, bien qu'ils soient pourvus des deux principes nécessaires : l'émulsine est en effet localisée dans des cellules spéciales, en nombre assez restreint, et distinctes de celles qui renferment l'amygdaline. Il est donc nécessaire, pour provoquer le dédoublement, de broyer les feuilles ou les graines en présence de l'eau, ou de les mâcher, et d'amener ainsi au contact le ferment diastasique et le glucoside ; c'est ce qui a lieu encore lors de la macération prolongée des cerises, prunes, etc., d'où résulte le parfum spécial du produit de la distillation (Kirsch...).

Localisation. — Dans l'embryon de l'Amandier amer, l'émulsine est localisée autour des faisceaux vasculaires, dans les cellules péricycliques et même endodermiques des cotylédons ; dans la feuille du Laurier-cerise, le péricycle des faisceaux étant sclérifié, c'est l'endoderme qui renferme à peu près seul le ferment.

Pour reconnaître l'émulsine microchimiquement, on peut faire usage du *réactif de Millon* (solution acide de nitrate mercurique). Une coupe fraîche du tissu étudié, plongée dans quelques gouttes de ce réactif, puis chauffée légèrement, se colore en rose ou en rouge orange, plus tard en brun pâle, mais seulement aux points occupés par les cellules à émulsine ; le reste du tissu finit par se colorer, lui aussi, mais beaucoup plus tard, et la réaction est alors due au protoplasme.

On a dit plus haut que la graine de l'Amandier doux renferme de l'émulsine, mais manque d'amygdaline. Et en effet, broyée avec de l'eau, elle ne donne, ni acide cyanhydrique, ni essence d'amandes amères ; mais il suffit d'ajouter au mélange quelques gouttes d'une dissolution d'amygdaline pour percevoir aussitôt leur odeur.

Quelques Rosacées ne renferment dans leur graines, ni émulsine, ni amygdaline ; telles sont : le Prunier, le Néflier et l'Aubépine. Broyées avec un peu d'eau, ces graines ne donnent les produits précités, ni par addition d'émulsine, ni par addition d'amygdaline.

L'émulsine a été rencontrée encore dans divers Champignons (Aspergille noir, Polypore soufré...).

Pour reconnaître l'acide cyanhydrique très dilué, qui prend naissance dans les liqueurs précédentes, on peut les additionner d'une goutte d'une solution de potasse, puis y verser une solution saturée d'acide picrique : en faisant bouillir, on obtient une coloration rouge.

b) Myrosine. — La myrosine caractérise les Crucifères, ainsi que quelques familles voisines, savoir : les Capparidées

(Câprier), les Tropéolées (Capucine) et les Résédacées (Réséda).

Elle agit, en présence de l'eau, sur un *glucoside salin*, le *myronate de potassium*, composé sulfoazoté, que renferme notamment la graine de Moutarde noire (*Sinapis nigra*), d'où son autre nom de *sinigrine*.

Les produits du dédoublement sont : l'essence de Moutarde ou *isosulfocyanate d'allyle*, principe sulfoazoté, le sulfate acide de potassium, et, comme pour tous les glucosides, le glucose :

$$\underset{\text{Myronate de pot.}}{C^{10}H^{18}AzKS^2O^{10}} = \underset{\text{Isosulfocyan. d'allyle}}{(C^3H^5)(CAzS)} + \underset{\text{Sulfate de potassium}}{SO^4HK} + \underset{\text{Glucose}}{C^6H^{12}O^6}$$

Comme chez les Amygdalées, les deux principes, qui doivent réagir l'un sur l'autre pour engendrer ces produits, sont élaborés par des cellules distinctes; en sorte que la graine de Moutarde intacte ne contient pas d'essence toute formée, mais seulement ce principe en puissance, sous forme de sinigrine. Mais il suffit de broyer les graines avec un peu d'eau pour percevoir aussitôt l'odeur de l'essence.

La Moutarde blanche (*Sinapis alba*) renferme aussi de la myrosine; mais la sinigrine y est remplacée par la *sinalbine*, glucoside qui donne des produits de dédoublement tout différents (isosulfocyanate d'orthoxybenzyle, sulfate acide de sinapine et glucose).

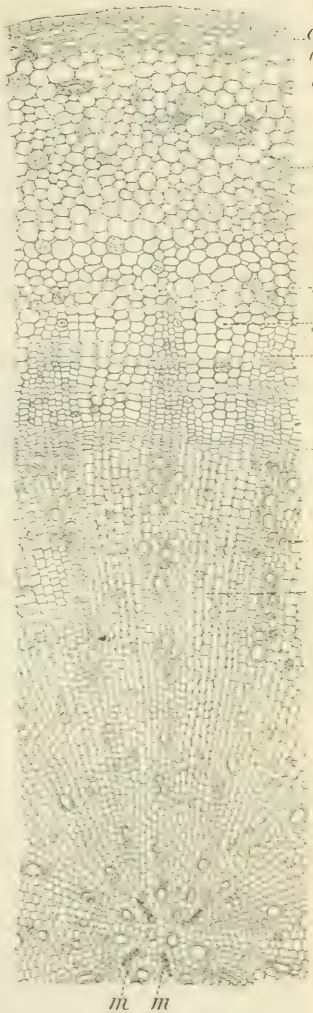


Fig. 123. — Coupe transv. de racine de Raifort. *a*, liège ; *b*, collenchyme ; *c*, cellules de sclérenchyme ; *d*, cellules à myrosine ; *f*, niveau de l'endoderme ; *g*, rayons de parenchyme libérien secondaire ; *h*, liber primaire et secondaire : *i*, zone génératrice libéroligneuse ; *k*, vaisseaux du bois secondaire ; *l*, rayons de parenchyme ligneux ; *m*, faisceaux ligneux primaires (4), à trachées ext. (gr. : 100) (Guignard).

D'autres Crucifères produisent de même des essences sulfurées spéciales.

Localisation. — Les cellules à myrosine sont isolées et disséminées dans le parenchyme de la plante. Dans la racine de Raifort (fig. 123, *d*), elles sont nombreuses dans l'écorce et le liber. Dans la tige et les feuilles, ainsi que dans les cotylédons, c'est surtout le péricycle qui les renferme.

Elles se distinguent à leur contenu albuminoïde abondant et à l'absence de chlorophylle et d'amidon ; l'acide chlorhydrique pur leur communique une teinte violette.

Il est à noter que la dose de ferment que renferme la plante est toujours de beaucoup supérieure à celle qu'exige la complète décomposition du glucoside.

Pluralité d'action des diastases. — De ce que, dans une plante donnée, un glucoside soit toujours accompagné d'une seule et même diastase, il n'en résulte pas que d'autres glucosides ne puissent, eux aussi, être décomposés par cette dernière. Et en effet, l'émulsine dédouble non seulement l'amygdaline, mais les corps gras (huile), et inversement la saponase peut étendre son action aux glucosides (p. 143).

3. — Peptones. — On a vu précédemment (p. 92) que les peptones, encore peu connues, prennent naissance, à titre de produits transitoires, pendant la germination des graines riches en aleurone (Légumineuses...) et qu'elles sont ensuite au fur et à mesure, par une décomposition plus profonde, transformées en corps cristallisables (amides...).

4. — Amides. — Les amides procèdent essentiellement de la décomposition des principes albuminoïdes et représentent les formes assimilables de ces derniers. Les plus remarquables sont : l'*asparagine*, la *leucine*, la *tyrosine* et la *glutamine*. Elles peuvent coexister à deux ou plusieurs, ou même toutes ensemble (plantules de Courge) dans une même plante.

Les amides sont des composés azotés cristallisables, représentant des sels ammoniacaux à acides organiques, moins les éléments de l'eau : en sorte que si l'on vient à fixer cette dernière, on reconstitue ces sels ammoniacaux.

L'asparagine, par exemple, si abondante dans les jeunes pousses d'Asperge (*Asparagus*), se transforme, sous l'action hydratante des acides étendus, en aspartate d'ammonium ; la leucine, en valérate d'ammonium, etc.

a) **Asparagine.** — L'asparagine ($C^4H^8Az^2O^3$) est l'une des formes assimilables de l'azote organique les plus répandues chez les végétaux. On la rencontre dans les jeunes pousses de

de nombreuses espèces (Orme, Spirée...), spécialement dans les pousses souterraines de l'Asperge, où elle s'accumule en grande quantité. Elle est aussi très abondante dans les jeunes plantules, issues de graines riches en albuminoïdes de réserve (Légumineuses papilionacées : Lupin, Pois, Lentille...), et toujours en dissolution dans le suc cellulaire. L'alcool concentré la précipite facilement à l'état cristallisé.

Lorsque l'asparagine a été véhiculée de son lieu de formation au lieu d'emploi, par exemple aux foyers végétatifs de la racine et de la tige, elle y entre en combinaison avec d'autres principes nutritifs, notamment avec des hydrates de carbone (glucose...), pour régénérer des composés albuminoïdes protoplasmiques et assurer la croissance des éléments cellulaires correspondants.

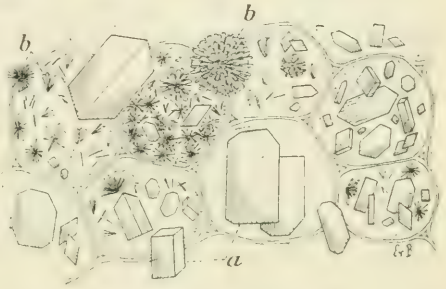


Fig. 124. — Parenchyme médullaire d'un hypocotyle (4 cm.) de Lupin blanc, après séjour dans la glycérine pure. — *a*, prismes et tablettes d'asparagine ; *b*, sphérocristaux lamelleux et lamelles isolées de leucine (gr. : 500).

On conçoit dès lors que l'asparagine n'existe qu'en très faible proportion dans les organes en voie de développement, qui se trouvent abondamment pourvus d'hydrates de carbone, ou, ce qui revient au même, qui sont pourvus de chlorophylle, puisque le pigment vert assure la production d'hydrates de carbone à la lumière, aux dépens de l'anhydride carbonique. Ainsi, les jeunes plantules de Lupin blanc, espèce dont la graine est très riche en aleurone, mais dépourvue d'amidon, sont à peu près saturées d'asparagine, tandis que celles du Haricot, dont les graines sont à la fois aleuriques et amylacées, n'en renferment qu'une faible proportion.

Les plantules de Lupin blanc contiennent jusqu'à un tiers de leur poids sec de cette amide, proportion énorme, que n'atteint aucune autre plante.

Cristallisation. — Pour faire cristalliser l'asparagine, il suffit d'abandonner des plantules entières de Lupin blanc dans l'alcool à 80 ou 90° : petit à petit se constituent à leur surface, par suite de l'exosmose du suc, de petits cristaux transparents, appartenant au système ortho-

rhombique; il s'en dépose de même, ainsi que des amas cristallins irréguliers, visibles à l'œil nu, dans l'intérieur des tissus.

Des coupes fraîches, pratiquées à sec dans l'hypocotyle d'une plantule de Lupin, lorsque cet hypocotyle n'a encore que 3 ou 4 centimètres de longueur, puis abandonnées dans la glycérine pure, donnent, en un ou deux jours, de belles cristallisations intracellulaires (fig. 124, *a*) : la glycérine agit ici pour concentrer le suc, en provoquant une exosmose plus rapide d'eau que d'asparagine, ce qui finalement le sature de l'amide.

On n'a pu obtenir encore expérimentalement de l'asparagine, en hydratant les albuminoïdes aleuriques (conglutine...) par les diastases, comme il arrive au cours de la germination; mais il faut remarquer que l'hydratation prolongée de l'albumine par l'eau de baryte, à une température élevée, en a donné les éléments, savoir : l'acide aspartique et l'ammoniaque.

b) **Leucine.** — La leucine ($C^6H^{13}AzO^2$) a été extraite surtout de quelques plantules (Vesce, Courge...), parmi lesquelles la plus remarquable est le Lupin blanc : la leucine, comme l'asparagine, y est assez abondante pour saturer le suc, sans que toutefois la cristallisation de ces amides se produise à l'intérieur de la plantule intacte, parce que les principes albuminoïdes et autres, qui l'accompagnent, s'y opposent.

Cristallisation. — Soumis à l'ébullition, puis filtré, le suc des plantules de Lupin, exprimées après dix ou quinze jours de germination, abandonne directement la leucine par refroidissement, sous forme de lamelles isolées, ou assemblées en étoiles ou en sphéroïdes; on les purifie par une nouvelle cristallisation. La leucine apparaît alors blanche et nacrée.

Les coupes fraîches de l'hypocotyle, faites à sec, abandonnées dans une goutte de glycérine concentrée, se remplissent en vingt-quatre heures d'une multitude de sphéroïdes ou de lamelles isolées de cette amide (fig. 125, *a*).

Fig. 125. — Cellule de parenchyme de l'hypocotyle (4 cm.) du Lupin blanc, après séjour dans la glycérine. — *a*, leucine; *b*, corps chlorophylliens avec reste de leur amidon transitoire formateur (gr. : 1200).

Les jeunes plantules de Lupin blanc permettent, on le voit, d'obtenir facilement deux amides en cristallisation intracellulaire (fig. 124).

c) **Tyrosine.** — Les plantules de Lupin jaune et les tubercules de Dahlia élaborent une forte proportion de tyrosine,

en même temps que d'asparagine ; cette amide existe aussi, mais moins abondante, dans les jeunes plantules de Courge et de Vesce.

Extraite du suc par concentration, la tyrosine ($C^9H^{11}AzO^3$) se présente sous forme d'aiguilles microscopiques rigides, tantôt libres, tantôt groupées en pinceaux simples ou doubles, tantôt enfin en sphérocristaux serrés, à surface hérissée (fig. 126). Elle est fort peu soluble dans l'eau, et on n'a pu jusqu'ici l'obtenir en cristallisation intracellulaire.

Fig. 126. — Tyrosine cristallisée. *a*, fragment d'un sphérocristal et aiguilles isolées du même (gr. : 100).

d) **Glutamine.** — Cette amide ($C^5H^{10}Az^2O^3$) n'a été rencontrée encore que dans les plantules de Courge, et elle n'a été isolée que sous la forme d'acide glutamique ($C^5H^9AzO^4$), corps qui résulte de l'action de l'acide chlorhydrique sur le suc de la plante.

L'acide glutamique se présente sous forme de cristaux tétraédriques ; quant à la glutamine, elle se refuse à cristalliser dans le suc concentré.

5. — Alcaloïdes. — On entend sous le nom d'*alcaloïdes* des produits azotés complexes, ordinairement cristallisables, à propriétés basiques, sortes d'alcalis organiques, les uns ternaires sans oxygène (nicotine, coniceine...) ; les autres, en plus grand nombre, quaternaires (morphine...).

Dans le suc cellulaire, les alcaloïdes sont ordinairement combinés aux acides organiques ; les alcalis minéraux, notamment l'ammoniaque, les précipitent. Ainsi, la quinine et la cinchonine, les deux alcaloïdes essentiels de l'écorce des Quinquinas (*Cinchona*), sont unis à l'acide quinique ($C^7H^{12}O^6$), sous forme de quinate de quinine et de cinchonine.

Le dissolvant le plus ordinairement employé pour isoler les alcaloïdes est l'*alcool*, ou mieux l'*alcool acidulé par l'acide tartrique*. Ce dernier réactif, agissant sur la plante, offre l'avantage de coaguler les matières albuminoïdes, tout en dissolvant les alcaloïdes : cette séparation a son importance, puisque les albuminoïdes présentent des réactions assez analogues à celles des alcalis organiques.

Principaux alcaloïdes. — Les alcaloïdes les plus importants, presque tous employés en thérapeutique, sont :

1° La *quinine* ($C^{20}H^{24}Az^2O^2$) et la *cinchonine* ($C^{20}H^{24}Az^2O$), localisées dans l'écorce des Quinquinas : le premier, abondant surtout dans les Quinquinas jaunes (*C. calisaya*), est fébrifuge ; le second, prédominant dans les Quinquinas gris (*C. Huanuco*), est tonique. La proportion de ces alcaloïdes a été très accrue dans diverses espèces par la culture, notamment à Java, aux Indes,...

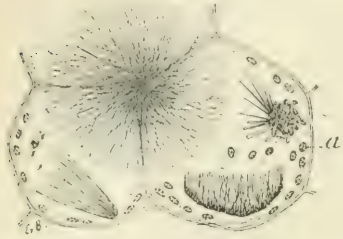


Fig. 127. — Parenchyme de la tige d'une jeune plantule de Chiche (*Cicer arietinum*), après séjour dans la glycérine pure, avec cristaux jaunâtres de xanthine, en aiguilles ou baguettes courtes ; en haut, une houppe de filaments flexueux, à l'angle de trois cellules ; *a*, corps chlorophylliens (gr. : 600).

2° La *morphine* ($C^{17}H^{19}AzO$), la *codéine*, etc., alcaloïdes de l'opium, c'est-à-dire du latex épaissi des capsules du Pavot somnifère ;

3° L'*atropine* ($C^{17}H\ AzO^3$) et la *nicotine* ($C^{10}H^{14}Az^2$), principes actifs de la Belladone (*Atropa*) et du Tabac (*Nicotiana*) ;

4° La *strychnine* ($C^{21}H^{22}Az^2O^2$), un des plus violents poisons connus, abondant dans la graine du *Strychnos Nux-vomica* ou Noix vomique ;

5° La *conicine* ($C^8H^{15}Az$), alcaloïde de la Cicutaire (*Cicuta virosa*), dépourvu d'oxygène, comme la nicotine.

6° La *xanthine* ($C^5H^4Az^4O^2$), corps très peu soluble dans l'eau, qui ne diffère de l'acide urique animal que par un atome d'oxygène en moins ; on la rencontre en abondance dans

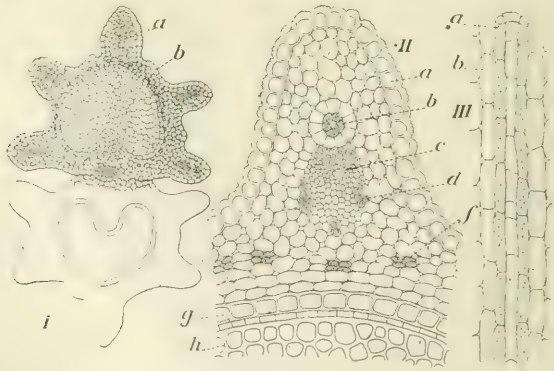


Fig. 128 à 130. — I, fruit (*diakène*) de Ciguë (*Conium maculatum*), en coupe transversale ; *a*, côtes primaires ; *b*, sillons avec côtes secondaires. — II, côte primaire grossie ; *a*, épiderme ; *b*, canal sécréteur à huile essentielle, avec gaine spéciale ; *c*, faisceau libérien ; *d*, faisceau ligneux ; *f*, canaux sécréteurs sans gaine spéciale ; *g*, cellules cubiques du tégument séminal, à conicine ; *h*, albumen. — III, coupe longitudinale d'un canal sécréteur intérieur ; *a*, cellules sécrétrices ; *b*, parenchyme (Moynier de Villepoix).

les plantules du Chiche (*Cicer arietinum*), où elle provient, comme les amides, de la décomposition des albuminoïdes de réserve de la graine. Elle cristallise dans l'alcool ou dans la glycérine pure, en aiguilles ou

filaments jaunâtres, rectilignes ou flexueux et diversement associés (fig. 127).

7° La *lupinine*, principe qui donne à la graine du Lupin sa saveur amère.

Tous ces alcaloïdes sont engendrés par des plantes supérieures. Il faut y ajouter les *toxines bactériennes*, sécrétées par les Bactériacées pathogènes; il en sera ultérieurement question (voy. *Bactériacées*).

Localisation des alcaloïdes. — Les alcaloïdes sont fréquemment élaborés par des éléments cellulaires déterminés (fig. 128, *g*), et non répandus dans le parenchyme entier du membre considéré.

Pour déceler microchimiquement leur présence, on les précipite au sein même des cellules qui les renferment par des réactifs appropriés, tels que l'iodure de potassium iodé, l'iodure de mercure et de potassium, l'acide phosphomolybdique, etc.; les précipités offrent une apparence caractéristique, variable avec le réactif employé.

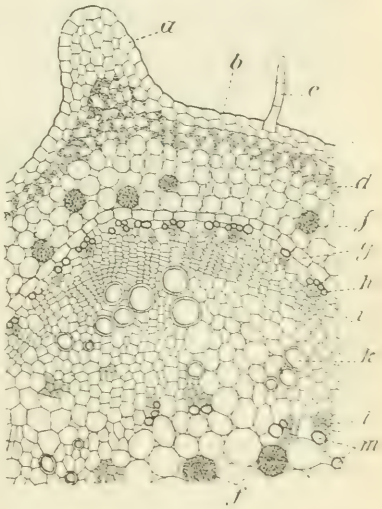


Fig. 131. — Tige de Morelle tubéreuse (Pomme de terre). *a*, épiderme et côte de la tige; *b*, méristème libéroligneux secondaire; *c*, poil articulé; *d*, collenchyme; *f*, cellules à oxalate de calcium sableux; *g*, endoderme; *h*, groupes de fibres péricycliques à solanine; *i*, tubes criblés; *k*, vaisseaux du bois primaire; *l*, tubes criblés périmédullaires; *m*, fibres (Molle).

Mais comme les principes albuminoïdes réagissent à peu près de la même manière que les alcaloïdes, il devient nécessaire, après un premier essai, conformément à ce qui a été dit plus haut, de traiter les matériaux par l'alcool tartrique, qui dissout les alcaloïdes et laisse les albuminoïdes à l'état coagulé. On éprouve ensuite à nouveau les tissus : les précipités ne doivent plus se produire, ou tout au moins doivent être sensiblement moins abondants que dans la plante intacte; sinon ils seraient imputables à des principes autres que des alcaloïdes.

On a reconnu de la sorte que, dans le fruit de la Ciguë (*Conium maculatum*) (fig. 128), la conicine est essentiellement localisée dans l'assise des cellules cubiques (*g*), qui limite extérieurement l'albumen (*h* : il en est de même dans la graine de la Belladone et de la Jusquiame.

Dans la Noix vomique, au contraire, la strychnine est uniformément répartie dans l'albumen (coloration verte par l'action successive de l'acide sulfurique concentré et du chlorate de potassium sur les coupes); l'embryon en renferme beaucoup moins, et le tégument en est dépourvu.

Il est rare que les graines soient entièrement privées des principes alcaloïdiques que renferme l'appareil végétatif des plantes correspondantes; c'est le cas pour le Pavot somnifère, dont les graines sont inoffensives.

Chez les Solanées (Belladone...), c'est le tégument séminal qui renferme d'ordinaire l'alcaloïde, à l'exclusion de l'embryon ; par exception, la graine du Tabac en est entièrement dépourvue.

Origine et rôle des alcaloïdes. — Comme les composés amidés, les alcaloïdes peuvent prendre naissance pendant la germination de la graine, au cours du dédoublement des réserves protéiques. C'est le cas pour la Ciguë ; pour le Chiche (fig. 127), où la xanthine s'accumule au point de saturer le suc.

Dans le Tabac, la production de nicotine dans les plantules est particulièrement frappante, puisque les graines en manquent totalement ; chez les autres Solanées (Stramoine, Morelle tubéreuse ou Pomme de terre), il s'en produit de même.

Les alcaloïdes des plantules *s'accumulent surtout aux points végétatifs*. A partir de ces derniers, leur concentration va en croissant jusqu'à une courte distance des cellules initiales.

Dans les organes adultes, ils peuvent disparaître, sauf toutefois dans les tissus périphériques (épiderme, liège) et dans les régions péricyclique et périmédullaire (Solanées, fig. 131) : dans ces dernières plantes, la *solanine* est localisée dans les groupes de fibres péricycliques (*h*) et périmédullaires (*m*).

Cette localisation des alcaloïdes aux points végétatifs et à la périphérie de la plante porte à attribuer à ces principes un rôle protecteur contre les atteintes des animaux, rôle analogue à celui dévolu au tanin, à l'oxalate de calcium, etc.

D'autre part, la disparition de ces mêmes principes dans les tissus profonds (moelle...) semble indiquer qu'ils peuvent être réassimilés par la plante. Peut-être faut-il interpréter de la même façon le fait que, dans la capsule du Pavot, dans le fruit de la Ciguë et dans ceux des Solanées, la proportion d'alcaloïde va en diminuant au cours de la maturation, le fruit mûr et desséché étant sensiblement moins actif que le même fruit vert.

CHAPITRE II

PRODUITS TERNAIRES

Nous entendons, sous cette dénomination de *produits ternaires*, les produits cellulaires non azotés, formés de carbone, d'hydrogène et d'oxygène.

Principaux groupes. — On peut distinguer trois groupes principaux de produits ternaires :

1° Les *hydrates de carbone*, de beaucoup prédominants (amidon, sucres, cellulose...) : nous joindrons à leur étude celle des *glucosides*, bien que quelques-uns de ces composés soient azotés, et celle des *tanins ;*

2° Les *corps gras*, ordinairement à l'état d'huiles ;

3° Divers *acides organiques* (acides malique, tartrique, citrique...).

I. — Hydrates de carbone

Définition. — Dans ce groupe de composés ternaires, les atomes d'hydrogène et d'oxygène sont toujours associés dans la proportion qui caractérise l'eau : de là leur nom d'*hydrates de carbone* ou *principes hydrocarbonés*. En outre, le nombre des molécules d'eau que renferme leur propre molécule n'est jamais inférieur à 5 ; quant à celui des atomes de carbone, il est soit de 6, soit d'un multiple de 6 : plus rarement de 5.

Subdivision. — Les hydrates de carbone se répartissent en quatre familles :

1° Les *monosaccharides* ou *glucoses*, qui répondent à la formule $C^6H^{12}O^6$: ce sont le *dextrose* ou glucose proprement dit, le *lévulose* et le *galactose ;* on les nomme encore *hexoses*, en raison de leurs six atomes de carbone ;

2° Les *disaccharides* ou *saccharoses*, de formule $C^{12}H^{22}O^{11}$,

savoir : le *saccharose proprement dit* (sucre de Canne ou de Betterave), le *lactose* ou sucre de lait, le *maltose*, le *tréhalose;*

3° Les *polysaccharides*, en majorité incristallisables, à l'inverse des sucres précédents ; leur molécule correspond, d'après le poids moléculaire, à une condensation d'un certain nombre de molécules élémentaires $C^6H^{10}O^5$ et d'un nombre variable de molécules d'eau, soit $(C^6H^{10}O^5)^n + m\ H^2O$; ce sont : l'*amidon*, la *cellulose*, l'*inuline*, les *gommes* et les *principes pectiques ;*

4° Enfin les *pentoses*, hydrates de carbone à 5 atomes seulement de carbone, différant en outre des précédents par cer-

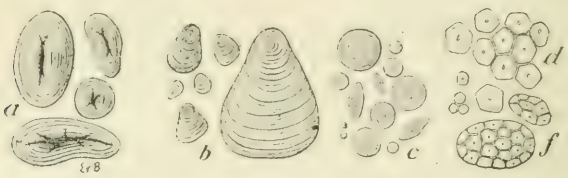


Fig. 132. — Grains d'amidon. — *a*, de la graine du Haricot, avec hile fissuré central ; *b*, du tubercule de Pomme de terre ; *c*, de l'albumen du Blé (face et profil) ; *d*, du Maïs ; *f*, grains d'amidon composés de l'Avoine (gr. : 800).

taines réactions (p. 120) : à ce groupe, moins connu, appartiennent l'*arabinose* (sucre de gomme) $C^5H^{10}O^5$ et le *xylose* (sucre de paille), qui résultent de l'action des acides sur les gommes et sur les principes pectiques associés à la membrane (p. 131, 137). Le xylose s'obtient abondamment avec la paille de Blé, avec le Maïs, le Trèfle, le bois de Hêtre, la tourbe.

Des hydrates de carbone se rapprochent plusieurs composés ternaires, comme la *mannite* ($C^6H^{14}O^6$) et la *quercite*, qui en diffèrent par une plus forte proportion d'hydrogène.

D'autres corps, enfin, renferment, comme les glucoses, l'hydrogène et l'oxygène dans les proportions de l'eau, sont comme eux de goût sucré, mais se rattachent nettement aux composés phénolés par leurs propriétés chimiques. Ce sont notamment la *phloroglucine* [$C^6H^3(OH)^3$, p. 125] et l'*inosite* [$C^6H^6(OH)^6$, p. 124] : le premier de ces corps est un phénol trivalent ; le second, isomère du glucose, un phénol hexavalent.

Considérons successivement l'amidon et les corps qui s'y rattachent (dextrine, inuline... ; puis les sucres, auxquels nous joindrons les glucosides ; enfin la cellulose, les principes pectiques, les gommes et les mucilages.

1. — Amidon. — 1° Caractères principaux. — L'*amidon* ou *fécule* $(C^6H^{10}O^5)^n$ se présente sous forme de grains microscopiques (fig. 132), arrondis ou ovales, parfois claviformes (Euphorbes, fig. 133), ou polyédriques par suite des pressions qu'ils exercent les uns sur les autres au cours de leur développement (Riz, Avoine, fig. 132, *d*) : ces grains sont insolubles dans l'eau froide.

Leur taille varie de $\frac{1}{1000}$ à $\frac{1}{20}$ et même $\frac{1}{10}$ de millimètre ; les plus petits se rencontrent, par exemple, dans les corps chlo-

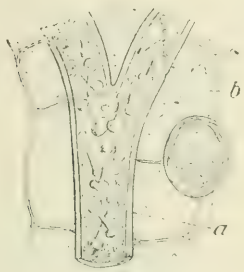


Fig. 133.

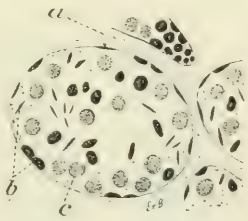


Fig. 134.

Fig. 133. — *a*, laticifère d'Euphorbe (*Euphorbia splendens*), en coupe longit. et transv., avec grains d'amidon en forme de fémur ; *b*, parenchyme (gr. : 350).

Fig. 134. — *Spherococcus coronopifolius* (Floridée) : *a*, membrane épaissie et gélifiée ; *c*, érythroleucites ; *b*, grains simples d'amylodextrine (gr. : 800).

rophylliens des feuilles (fig. 78), les plus gros dans les cellules centrales du tubercule de la Pomme de terre (fig. 38). Ceux des Céréales (fig. 132, *c*, *d*) sont de dimension moyenne.

Dans la plante intacte, les grains d'amidon, imbibés d'eau, sont plus ou moins transparents ; en masse et desséchés, ils forment une poudre blanche.

L'*eau iodée* ou mieux l'*eau iodo-iodurée* (iode, 1 gramme ; iodure de potassium, 4 grammes ; broyer dans un mortier, et ajouter : eau, 300 grammes) colore les granules amylacés en *bleu* ou en *bleu violet*, à la faveur de l'acide iodhydrique qui prend naissance dans la liqueur. Parfois cependant ils prennent dans ce réactif une teinte rougeâtre, indice de la présence d'une certaine proportion d'amylodextrine (p. 109).

Des grains rougissants se rencontrent dans les feuilles de l'Iris (*Iris germanica*) et de la Gentiane jaune, dans l'albumen du Sorgho ; les Foridées (Algues rouges) ne renferment pas d'autres grains hydrocarbonés que des grains imprégnés

d'amylodextrine, nés d'ailleurs dans le protoplasme (fig. 134, *b*), et non comme à l'ordinaire dans des plastides.

Entre les grains amylacés bleuissants et les grains rougissants se rangent des variétés intermédiaires, qui prennent dans l'eau iodée une teinte violacée ou rosée, selon la proportion d'amylodextrine qu'elles renferment. On peut d'ailleurs les rencontrer toutes ensemble dans une seule et même cellule, par exemple dans les graines amylacées (Haricot...) en voie de germination, ou encore dans certaines Floridées (*Polysiphonia*).

Quand les granules amylacés sont de très petite taille, comme c'est généralement le cas dans les corps chlorophylliens des feuilles, il convient de traiter préalablement les coupes par une solution d'hydrate de chloral [chloral, 20 grammes; eau, 10 grammes] ou par une solution très étendue de potasse : ces réactifs, en gonflant les granules d'amidon, les rendent plus accessibles au réactif iodé.

Les plantes les plus riches en amidon, employées à l'extraction de cet aliment, sont : les Céréales (Blé, Maïs, Riz), pour l'albumen de leur grain, et la Pomme de terre, pour son tubercule. Les grains de Maïs et de Riz ne renferment pas moins des trois quarts de leur poids d'amidon (fig. 132, *d*); la Pomme de terre, beaucoup plus riche en eau, le quart seulement (*b*). Citons encore les Légumineuses (Pois, Haricot...) (fig. 132, *a*), où la proportion d'amidon peut atteindre la moitié du poids de la graine.

L'amidon *manque aux plantes sans chlorophylle* (Champignons, Bactériacées...), comme aux animaux; il est remplacé chez elles par l'amyloïde (p. 116) et le glycogène (p. 119), corps de même composition centésimale.

2° Structure du grain d'amidon. — Examinés au microscope, les grains d'amidon offrent une *striation concentrique*, et parfois aussi, mais moins nettement, une *striation radiaire*.

Les *couches concentriques* (fig. 137) sont alternativement claires et sombres, par suite d'une inégale répartition de l'eau, les couches sombres étant plus hydratées que les autres.

La couche périphérique du grain est toujours claire et par suite plus ferme : le noyau, au contraire, est toujours formé de substance sombre plus molle.

Tantôt le *noyau*, nommé quelquefois *hile*, est *central* (Haricot, Pois... fig. 132, *a*), et fissuré, si le grain est très sec;

tantôt plus ou moins *excentrique* (Pomme de terre, fig. 137, 5) : dans le premier cas, les couches concentriques sont régulières et d'épaisseur à peu près uniforme dans chaque couche ; dans le second cas, elles s'amincissent dans le voisinage du noyau au point de n'y plus être distinctes. Ces différences tiennent au mode de formation des grains d'amidon.

La *striation radiaire* (fig. 136) est assez nette, à l'observation directe, dans certains grains de la Pomme de terre (*d*) : elle apparaît plus distinctement, lorsqu'on fait préalablement

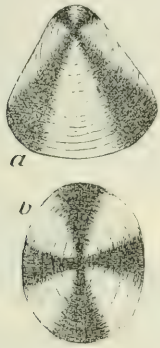


Fig. 135.

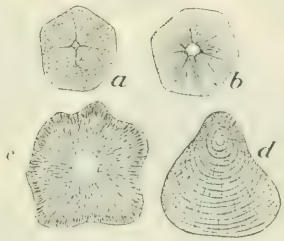


Fig. 136.

Fig. 135. — *a*, grain d'amidon de Pomme de terre, avec la croix noire qui apparaît à la lumière polarisée ; *b*, de la graine du Pois (gr. : 900).

Fig. 136. — *a*, *b*, *c*, grains d'amidon du Sorgho (*Sorghum vulgare*), traités par le nitrate de calcium (stades successifs) ; *d*, grain de Pomme de terre. — On voit la striation radiaire.

agir le nitrate de calcium en solution concentrée sur les grains du Sorgho (*a-c*), ou encore lorsqu'on traite l'amidon par une solution de diastase. Le grain d'amidon rappelle alors un sphérocristal du genre de ceux de l'inuline (fig. 148), et ses propriétés optiques (*croix noire* entre les nichols croisés (fig. 135), *croix colorée* après interposition d'une lamelle de gypse) amènent aussi à le considérer comme formé de *cristallites*, disposés en rayonnant autour d'un centre, et très serrés.

Remarquons que les grains de très petite taille n'offrent pas de différenciation en couches concentriques ; tant qu'ils n'atteignent pas quelques millièmes de millimètre, leur substance reste homogène.

Grains simples; composés; demi-composés. — Les grains d'amidon dont il vient d'être question sont tous *simples*.

Fréquemment, plusieurs grains, nés côte à côte dans un même leucite ou dans des leucites voisins, se rejoignent pendant leur croissance, se compriment parfois jusqu'à devenir polyédriques et finissent par ne plus former qu'un amas : on a alors un *grain d'amidon composé* (fig. 132, *f*; 137, *8*). Les corps chlorophylliens ou les plastides incolores des plantules (Haricot, Pois...) renferment de semblables grains composés, à

Fig. 137. — 1-5, grains d'amidon *simples*, de taille croissante, du tubercule de la Pomme de terre ; 6-7, grains *demi-composés* du même tubercule ; 8, grain *composé* de Salsepareille (*Smilax medica*) ; 9, id., du rhizome d'Arum (*A. maculatum*) (gr. : 1000).

granules élémentaires très petits (fig. 125, *b*) ; au contraire, les grains d'amidon de réserve de ces dernières plantes, d'ailleurs beaucoup plus gros, sont ordinairement simples (fig. 113, *c*).

Le grain amylacé est dit *demi-composé* (fig. 137, *6*, *7*), quand une série de couches concentriques enveloppe deux ou un plus grand nombre de noyaux d'amidon distincts, eux-mêmes striés, s'ils sont suffisamment développés. Dans ce cas, les noyaux correspondent à autant de grains, nés isolément, mais très près les uns des autres ; plus tard, leur croissance s'est poursuivie comme pour un grain simple, par suite du fusionnement des plastides au contact, ce qui a donné lieu au système périphérique de couches concentriques (Pomme de terre).

3° Composition chimique du grain d'amidon. — Le grain d'amidon normal, bleuissable par l'eau iodée, est essentiellement formé de deux variétés d'*amylose*, dont l'une est soluble dans l'eau à une température supérieure à 30° (*amylose soluble*), tandis que l'autre résiste à l'eau bouillante et exige, pour se dissoudre, une température de 136° *amylose insoluble*. L'une et l'autre répondent à la composition centésimale $C^6H^{10}O^5$, et elles ne diffèrent vraisemblablement que par leur teneur en eau, l'amylose soluble étant plus hydratée.

Les grains colorables en rouge par l'eau iodée renferment, en outre, une plus ou moins forte proportion d'*amylodextrine* et de *dextrine*, hydrates de carbone de même composition centésimale que l'amylose.

a) **Amylose insoluble.** — Pour isoler ce composé, on traite de l'empois d'amidon à 5 p. 100 par le dixième de son volume d'extrait de malt frais; ce dernier s'obtient en mêlant 100 grammes de malt fin (poudre d'Orge germé) avec 250 grammes d'eau distillée, pendant quelques heures, et en filtrant la solution diastasique ainsi constituée.

Après avoir bien mêlé l'empois et l'extrait de malt, on laisse reposer et on décante le liquide éclairci; puis on renouvelle l'addition de liquide diastasique jusqu'à ce que le liquide éclairci ne se colore plus en bleu par l'iode, ce qui indique que toute l'amylose soluble a disparu. On lave avec soin le résidu, on le dessèche et on le pulvérise; on obtient ainsi une poudre jaunâtre, qui, dans l'eau iodée, prend seulement une teinte bleu pâle ou rougeâtre.

On arrive au même résultat, en traitant l'amidon sec par environ six fois son poids d'acide chlorhydrique au dixième pendant quinze heures, à la température ordinaire.

b) **Amylose soluble.** — Elle se dissout facilement dans l'eau à 60°. Toutefois, elle forme plutôt une émulsion qu'une véritable dissolution : car, en y ajoutant de l'eau iodée, on reconnaît au microscope la présence de gouttelettes bleues.

L'amylose ne réduit pas la liqueur cuivrique (*liqueur de Fehling*).

c) **Amylodextrine.** — L'amylodextrine, qui répond au même groupement élémentaire que l'amidon ($C^6H^{10}O^5$), résulte d'une transposition ou d'un dédoublement de la molécule amylacée, sans hydratation, sous l'influence ménagée de l'extrait de malt ou des acides étendus. On arrête l'opération, quand la liqueur ne se colore plus qu'*en rouge par l'eau iodée*.

A cet effet, on délaye 1 kilogramme de fécule de Pomme de terre dans 5 litres d'eau, acidulée par environ 2 p. 100 d'acide sulfurique, et on maintient le mélange au bain-marie à 80 degrés pendant une heure, en agitant constamment. On neutralise ensuite par le marbre, on filtre et on concentre jusqu'à consistance sirupeuse. Au bout de 48 heures, le sirop abandonne de petits amas d'amylodextrine brute; en les purifiant par de nouvelles cristallisations, on obtient de beaux *sphérocristaux* incolores, mais très petits (fig. 138). Si l'on précipite leur dissolution par l'alcool

chaud, il se dépose à la longue des cristaux isolés d'un demi-centimètre de longueur et plus, en forme de tablettes.

L'amylodextrine est peu soluble dans l'eau froide (1,5 p. 100 à 30°), beaucoup plus soluble à chaud; ses propriétés optiques sont les mêmes que celles de l'amidon.

L'extrait de malt convertit l'amylodextrine en dextrine et maltose.

Fig. 138. — *a*, sphérocristaux serrés d'amylodextrine; *c*, id., à aiguilles distinctes; *b*, aiguilles isolées (gr. : 500).

d) **Dextrine**. — La dextrine proprement dite ($C^6H^{10}O^5$) est un corps *incristallisable*, très soluble dans l'eau, qu'il épaissit, et précipitable par l'alcool. L'eau iodée ne la colore, ni en bleu, ni en rouge; le réactif s'étend simplement dans la dissolution de dextrine.

Pour la préparer, on traite de l'amidon de Riz par quatre fois son poids d'eau, additionnée d'un centième d'acide oxalique; puis le mélange est porté à l'ébullition dans un bain-marie à eau salée, pendant une heure et demie. On filtre, on refroidit la liqueur pour faire déposer la majeure partie de l'amylodextrine ou de la substance amylacée qu'elle peut contenir; puis, après une nouvelle filtration, on précipite par l'alcool.

La dextrine ainsi obtenue est impure ; car elle se colore encore en violet par l'eau iodée. On la dissout dans l'eau, et on la traite à nouveau au bain-marie par l'acide oxalique, en proportion moitié moindre que dans l'opération précédente, jusqu'à ce que la liqueur ne se colore plus en rouge par l'iode; ce résultat est obtenu au bout d'environ quinze heures. On filtre une dernière fois, et on précipite par un excès d'alcool à 90 degrés. Desséchée, la dextrine rappelle la gomme arabique.

L'extrait de malt la transforme en maltose, mais non en glucose.

4° Formation des grains d'amidon. — *a*) *Naissance*. — D'une manière générale, l'*amidon naît dans des leucites* ou *plastides*, colorés ou non, et il résulte de l'activité même de ces corpuscules vivants (fig. 139-142).

Cette règle est incontestable pour la plante adulte.

En ce qui concerne les embryons, au premier âge de leur développement, on a vu précédemment (p. 73) que, préalablement à la constitution des leucites ou chloroleucites, alors représentés par de simples ébauches, des grains d'amidon (fig. 95, *b*) se déposent aux lieu et place mêmes qu'occuperont plus tard ces leucites sous l'état définitif (*f*), et qu'ils représentent l'un des principes générateurs de ces derniers : dans des cas de ce genre, on est porté à attribuer au protoplasme des cellules embryonnaires la fonction sécrétrice amylogène, les leucites n'existant encore que virtuellement, et ne pouvant dès lors remplir la fonction qui leur est dévolue dans la plantule différenciée.

D'autre part, il faut remarquer que, dans toutes les Floridées (Algues rouges), les grains hydrocarbonés, colorables en rouge, parfois aussi en

bleu par l'iode, et qui par leur composition ne diffèrent pas des grains d'amidon colorables en rouge des Phanérogames, naissent, non dans les érythroleucites, mais *exclusivement dans le protoplasme ambiant*

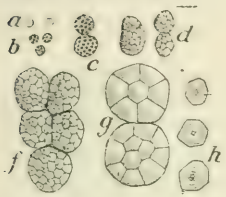


Fig. 139.

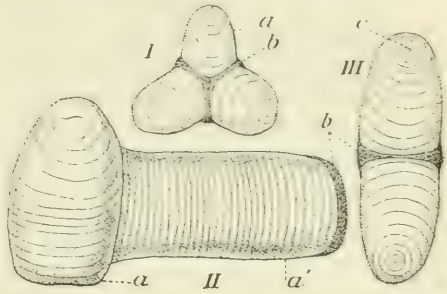


Fig. 140.

Fig. 139. — Développement des grains d'amidon composés de l'albumen du Riz. — *a*, leucites ; *b*, *c*, les mêmes avec granules amylacés ; *d*, *f*, *g*, grains d'amidon composés, sans trace apparente du leucite ; *h*, granules élémentaires isolés du grain mûr (gr. : 500) (Meyer).

Fig. 140. — Amidon de la tige du *Pellionia Daveauana*. — I : *a*, grain d'amidon composé ; *b*, chloroleucite générateur. — II : *a*, grain d'amidon simple, dont le leucite (en *a*) a disparu ; *a'*, autre grain, né du leucite *b*, et qui a rencontré *a* dans son développement. — III : grain double ; *c*, hile (Binz).

(fig. 134, *b*). Il en est de même des grains de *paramylon*, hydrate de carbone, non colorable, il est vrai, par l'iode, des Euglènes et autres Algues de la famille des Palmellacées (fig. 146, *d*).

b) Mode de formation des grains concentriques et excentriques. — Une fois apparu dans les interstices du substra-

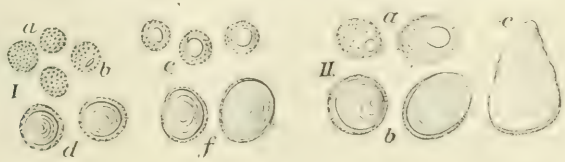


Fig. 141 et 142. — Formation des grains d'amidon. — I, hile central (péricarpe du Pois) ; *a*, *b*, corps chloroph. du fruit jeune ; *c*, *d*, *f*, stades suivants, avec grains d'amidon. — II, hile excentrique (rhizome de Balisier ou *Canna indica*) ; *a*, stade jeune ; *b*, grain d'amidon à structure excentrique ; *c*, état adulte avec reste du leucite opposé au hile (gr. : 600).

tum albuminoïde du plastide, sous forme d'une fine granulation (fig. 141, I, *b*), le grain d'amidon se colore fréquemment en rose, et non en bleu, en présence de l'iode.

L'accroissement se fait ensuite de deux manières, selon que la structure du grain doit être concentrique ou excentrique.

Quand le granule amylacé reste enveloppé pendant tout son développement par la substance du plastide (fig. 141, I, *cdf*), celui-ci sécrète à peu près également la substance amylacée tout autour du noyau déjà formé, et le grain acquiert la *structure concentrique*, avec noyau central (Pois...). Les granulations des grains d'amidon composés répondent aussi à ce type, quand toutefois elles sont assez développées pour offrir des couches concentriques (fig. 132, *f*).

Quand au contraire, par suite de sa situation originellement latérale (fig. 141, II, *a*), le granule amylacé en voie de croissance vient prendre contact d'un côté avec la surface de son plastide générateur (*b*), la sécrétion d'amidon se trouve fort réduite, sinon supprimée de ce côté, tandis qu'elle conserve toute son activité sur le reste du pourtour, où se différencieront les couches les plus épaisses : le grain (*c*) revêtira ainsi une *structure excentrique* (Pomme de terre, *Phajus*, fig. 117, *Canna*...). Dans ce cas, la substance du leucite est toujours à rechercher, dans le grain adulte, à l'opposé du noyau amylacé; on peut employer, pour colorer le leucite, la fuchsine ou l'hématoxyline.

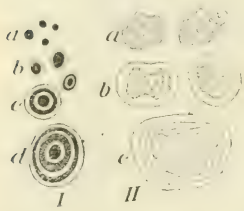


Fig. 143. — I, formation des couches concentriques ; *a*, noyau amylacé originel brillant (par erreur en noir) ; *b*, *c*, *d*, stades suivants. — II, *a*, grains d'amidon corrodés, en partie digérés, du cotylédon du Dolic (*Dolichos Lablab* ; *b*, *c*, couches nouvellement apposées (Schimper).

Dans l'un et l'autre mode, il arrive parfois qu'après un certain temps d'activité la substance du plastide dégénère et disparaisse, ou tout au moins devienne inappréciable (fig. 140, II, *a* : dans ce cas, la croissance du grain d'amidon se trouve par là même arrêtée.

L'amidon apparaît, on le voit, comme un produit de sécrétion des leucites.

c) *Mécanisme de la croissance.* — La croissance des grains d'amidon se fait par *apposition*, c'est-à-dire par adjonction de nouvelles particules amylacées *à la surface* du grain déjà formé, et non par *imbibition* ou interposition de particules entre les anciennes dans toute l'épaisseur du grain.

C'est ce que montrent nettement diverses Légumineuses (Fève, Dolic). Il arrive, en effet (fig. 143, II), dans les cotylédons de la graine en voie de formation, que les grains

d'amidon déjà constitués subissent une résorption partielle (*a*), pour alimenter la croissance alors très active de ces organes ; or, quand les cotylédons atteignent à peu près leur taille de maturité, et que les principes de réserve achèvent de s'y déposer, une série de nouvelles couches amylacées se constitue distinctement autour des grains ainsi corrodés (*b*, *c*) : il y a bien, en un mot, *apposition*.

d) Différenciation des couches concentriques. — A l'origine, le grain d'amidon consiste en une petite masse de substance brillante (fig. 143, I, *a*), pauvre en eau, *homogène*, qui se différencie ensuite en un *noyau sombre* et une *couche périphérique brillante* (*b*), par suite d'une accumulation d'eau dans la portion centrale. Après quoi, la couche claire s'épaissit par apposition de nouvelles particules amylacées et différencie à son tour sa zone moyenne en une couche sombre, ce qui fait alors deux couches claires, et deux autres sombres, plus hydratées (*c*) ; et ainsi de suite.

La striation des grains d'amidon disparaît plus ou moins complètement dans l'alcool absolu, qui les déshydrate, ainsi que dans la potasse très étendue, qui les gonfle et les imbibe uniformément d'eau.

5° Action de la diastase : digestion de l'amidon. — Toutes les fois que l'amidon, jusque-là en réserve, se trouve appelé à être utilisé par la plante, il subit une *digestion*, qui consiste en l'action hydratante de la *diastase proprement dite* ou *amylase*, à la faveur des acides libres du suc.

A cet effet, la molécule amylacée $(C^6H^{10}O^5)^n$ se scinde d'abord en deux ou plusieurs molécules d'*amylodextrine* $(C^6H^{10}O^5)^m$, de même composition centésimale, mais de concentration moindre ($n > m$) ; puis l'amylodextrine est dédoublée par hydratation en *dextrine* $(C^6H^{10}O^5)$ et en *maltose* $(C^{12}H^{22}O^{11})$. La dextrine étant elle-même à la longue hydratée en maltose, ce dernier sucre (du groupe des saccharoses) représente le produit définitif de la digestion.

On peut exprimer schématiquement ces transformations par les équations suivantes, en partant de *a* molécules d'amidon :

$$\underset{\text{Amidon}}{a\,(C^6H^{10}O^5)^n} = \underset{\text{Amylodextrine}}{b\,(C^6H^{10}O^5)^m}, \qquad (1)$$

b représentant un nombre de molécules supérieur à *a*.

Pour simplifier, faisons $m = 3$: il viendra successivement :

$$\underset{\text{Amylodextrine}}{(C^6H^{10}O^5)^3} + H^2O = \underset{\text{Dextrine}}{C^6H^{10}O^5} + \underset{\text{Maltose}}{C^{12}H^{22}O^{11}} \qquad (2)$$

$$\underset{\text{Dextrine}}{2\,C^6H^{10}O^5} + H^2O = \underset{\text{Maltose}}{C^{12}H^{22}O^{11}} \qquad (3)$$

Si m est en réalité supérieur à 3, une ou plusieurs hydratations préalables, conformes à l'équation (2), amèneront l'amylodextrine à n'avoir plus que la composition $(C^6H^{10}O^5)^3$.

La transformation de l'amidon aboutit en définitive au maltose ; dans la plante, ce sucre est ensuite peu à peu converti en glucose, par une action à laquelle l'amylase reste étrangère et qui n'est pas encore précisée.

Aspect du grain pendant l'action diastasique. — Pour suivre la digestion progressive de l'amidon, on peut étudier les

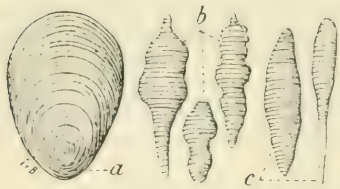


Fig. 144.

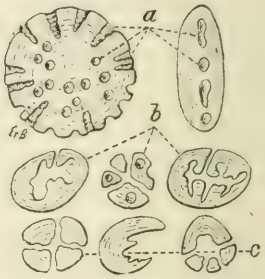


Fig. 145.

Fig. 144. — *a*, grain d'amidon entier du bulbe de Lis ; *b*, le même, en voie de digestion ; *c*, amidon de Pomme de terre en digestion.

Fig. 145. — *a*, canalicules d'un grain d'amidon de Blé (face et profil), en voie de digestion ; *b*, digestion de grains du bulbe de Jacinthe (*Hyacinthus orientalis*) ; *c*, de grains d'amidon de la graine de Haricot (gr. : 500) (Krabbe).

graines ou les tubercules farineux en voie de germination, ou encore faire agir directement l'extrait de malt sur l'amidon et suivre l'attaque au microscope. Deux cas sont à considérer.

a) Certains grains d'amidon se dissolvent petit à petit et uniformément par toute leur surface, en conservant plus ou moins nettement leur forme originelle jusqu'à leur complète disparition : leur *digestion* est alors dite *égale* (Pomme de terre, bulbe de Lis, fig. 144, *b*, *c*).

b) Dans le Blé, les Légumineuses (Pois, Haricot), etc., les grains amylacés subissent au contraire des *corrosions locales* (fig. 145), qui s'avancent vers le centre sous forme de canalicules (Blé) : de là l'apparence ponctuée de ces grains vus de face (*a*). Les canalicules des grains d'amidon du Blé sont légèrement ondulés, parce que l'action diastasique est plus prononcée sur certaines couches que sur d'autres ; ils se ramifient et s'anastomosent, ce qui amène la fragmentation du grain, finalement sa dissolution complète.

La *digestion* est ici *inégale*, soit parce que certaines parties du grain sont moins résistantes, soit parce que la diastase ne naît qu'au niveau des canalicules.

Les grains d'amidon intacts des Légumineuses offrent d'ordinaire une petite fissure centrale (fig. 132, *a*), prolongée par des fentes rayonnantes. Dans ce cas, une fois les premiers canalicules établis, la diastase pénètre dans la cavité centrale ; après quoi la digestion du grain s'achève en direction centrifuge (fig. 145, *b*, *c*), grâce aux fentes rayonnantes, qui bientôt se prolongent jusqu'à la surface, ce qui fragmente comme précédemment le grain amylacé.

Il est à remarquer que lorsqu'on fait agir directement la diastase sur l'amidon, c'est toujours par corrosion que les grains sont digérés, même quand leur digestion est régulière dans la plante, ce que l'on peut vérifier par exemple pour la fécule de Pomme de terre.

Lorsqu'on emploie une solution d'amylase pure, il faut aciduler la liqueur, à moins qu'on n'opère sur de l'amidon cuit.

6° Action des acides étendus sur l'amidon. — Les acides étendus d'eau exercent à chaud sur l'amidon les mêmes effets que la diastase ; mais pour peu que leur action se prolonge, la dextrine et le maltose se convertissent en dextrose (glucose proprement dit) par une dernière hydratation.

Il suffit pour cela de quelques minutes d'ébullition.

$$\underset{\text{Maltose}}{C^{12}H^{22}O^{11}} + H^2O = \underset{\text{Glucose}}{2\,C^6H^{12}O^6} \qquad (4)$$

Une différence entre l'action de la diastase et l'action *modérée* des acides est que les acides imbibent les grains d'amidon et donnent lieu à des résidus, de même forme que ces derniers, mais se colorant par l'iode en rouge (amylodextrine). La diastase, au contraire, agit simplement à la surface et attaque les grains de proche en proche, sans les pénétrer : d'où il résulte que les plus petits fragments, en lesquels se dissocient les grains amylacés par la diastase, conservent d'ordinaire leur propriété de bleuir par l'eau iodée.

2. — Corps voisins de l'amidon. — Les principes dont il est question dans ce groupe ont même *composition centésimale* ($C^6H^{10}O^5$), mais non même formule, que l'amidon.

a) **Paramylon.** Cet hydrate de carbone se présente, comme l'amidon, en grains marqués par une striation concentrique ; mais l'iode ne les colore pas en bleu. On rencontre le paramylon chez les Euglènes et les Palmellacées voisines (Algues vertes), toujours *dans le protoplasme* (fig. 146, *d*), et non dans les chloroleucites (*f*).

Les Algues brunes renferment des granulations d'une substance analogue.

b) **Amyloïde.** — On désigne sous ce nom des hydrates de carbone colorables en bleu par l'iode, mais qui se distinguent nettement de l'amidon par d'autres propriétés. Il en existe deux variétés, l'une soluble, l'autre insoluble dans l'eau.

Fig. 146. — I. Euglène verte ; *a*, cil locomoteur ; *b*, point rouge ; *c*, vésicule contractile ; *d*, paramylon ; *f*, chloroleucite étoilé unique, avec pyrénoïde ; *g*, noyau. — II. E. lente ; *d*, paramylon ; *f*, nombreux chloroleucites (gr. : 600) (Stein).

Amyloïde soluble. — Ce principe, rencontré jusqu'ici dans 23 espèces, d'ailleurs pourvues d'amidon proprement dit, existe en dissolution dans le suc cellulaire, principalement dans l'épiderme des pétales (Lychnis dioïque, Stellaire intermédiaire ou Mouron des Oiseaux) et des feuilles ordinaires (Saponaire).

Aussi un lambeau d'épiderme de feuille de Saponaire bleuit-il uniformément, dès qu'on le plonge dans l'eau iodée ; si l'on emploie de la teinture alcoolique d'iode étendue et si l'on attend que l'alcool se soit en partie évaporé, on trouve dans les cellules une combinaison bleue cristallisée d'iode et d'amyloïde, sous forme d'aiguilles, isolées ou groupées en faisceaux.

Pour isoler l'amyloïde, on concentre l'extrait aqueux des feuilles de Saponaire ; après refroidissement, il se dépose un corps blanchâtre, qui, soumis à une seconde cristallisation, affecte la forme de sphérocristaux, colorables en bleu par l'eau iodée. On voit déjà, par ce caractère, que l'amyloïde soluble n'est nullement comparable à l'amylose soluble du grain d'amidon.

Cette substance ne disparaît pas, comme l'amidon, par un séjour prolongé de la plante à l'obscurité ; même, lorsque la plante se détruit, elle en renferme encore une très notable proportion. L'amyloïde soluble ne paraît donc pas constituer une réserve nutritive ; on peut en dire autant des grains d'amidon claviformes que renferment les laticifères des Euphorbes (fig. 133).

Dans certains Champignons (Bolet...), la membrane cellulaire se colore parfois en bleu en présence de l'iode, par suite de la coexistence avec la cellulose d'un principe analogue au précédent, soluble dans l'eau bouillante.

Amyloïde insoluble. — Ce corps se rencontre exclusivement dans quelques graines, en couches plus ou moins épaisses, appliquées contre les membranes cellulosiques (fig. 147), dont il se distingue par son bleuisse-

ment immédiat dans l'eau iodée. Il est abondant dans l'embryon de la Capucine, du Tamarinier de l'Inde, etc.

Insoluble dans l'eau et incristallisable, l'amyloïde se convertit facilement, sous l'action des acides étendus à chaud, en *galactose*, accompagné d'un sucre du groupe des *pentoses*, ainsi que d'une petite proportion de glucose (*dextrose*).

Pendant la germination des graines, le revêtement d'amyloïde disparaît petit à petit par corrosion (voy. *Germination*), pour être utilisé par la plantule, comme les autres réserves.

Les membranes cellulosiques des asques ou cellules sporifères de divers Champignons ascomycètes et Lichens sont imprégnées d'un principe bleuissable, analogue au précédent, soit dans toute leur étendue, soit seulement vers l'extrémité supérieure des asques (fig. 147 *bis*, *a*); dans ce dernier cas, l'amyloïde est localisé dans un petit renflement intérieur de la membrane (*Sphériées*).

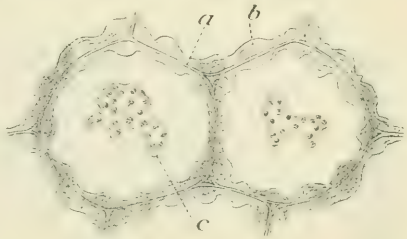


Fig. 147. — Cellules cotylédonaires du *Goodia latifolia* (Légum.). *a*, membrane cellulosique; *b*, couche apposée d'amyloïde; *c*, protoplasme et corps chlorophylliens contractés (Nadelmann).

c) **Inuline.** — L'inuline $[(C^6H^{10}O^5)^n + m\,H^2O]$, toujours dissoute dans le suc cellulaire, offre ce caractère remarquable de ne pas coexister avec l'amidon et représente, par suite, pour les plantes assez rares qui la renferment, l'équivalent physiologique de ce dernier aliment. Par exception, les écailles des bulbes du Galanthe, du Leucoïum, renferment, en même temps que de l'inuline, une abondante réserve d'amidon.

Découverte dans le rhizome de l'Aunée (*Inula*), qui lui a donné son nom, l'inuline a été rencontrée dans diverses autres Composées, notamment dans les tubercules de l'Hélianthe tubéreux ou Topinambour et du Dahlia, dont le suc en renferme près d'un tiers de son poids. Dans cette dernière plante, l'inuline est accompagnée de deux amides, l'asparagine et la tyrosine, qui représentent la réserve azotée.

On trouve encore de l'inuline dans quelques familles voisines des Composées, les Campanulacées, Stylidiées... Il est à remarquer qu'elle manque toujours aux graines.

Préparation. — Pour préparer cet hydrate de carbone, il suffit d'exprimer des tubercules mûrs de Dahlia, de filtrer le suc après ébullition préalable, puis de le précipiter par un excès d'alcool. En reprenant la

masse blanche ainsi obtenue, formée de simples globules amorphes, par une quantité suffisante d'eau alcoolisée et en évaporant la liqueur, on obtient, après refroidissement, des *sphérocristaux* (ou *sphérites*) d'inuline, formés de prismes aiguillés, disposés en rayonnant autour d'un centre commun et très serrés (fig. 148, *d*).

L'inuline est un corps biréfringent, colloïdal et peu diffusible.

Propriétés. — L'iode ne colore pas les cristaux d'inuline ; à la lumière polarisée, c'est-à-dire entre les deux nichols croisés, ils se montrent traversés par la croix noire (fig. 148, *c*), comme les grains d'amidon ou sphérocristaux d'amylose.

On obtient l'inuline en *cristallisation intracellulaire* (fig. 148,

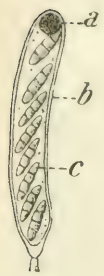


Fig. 147 *bis*.

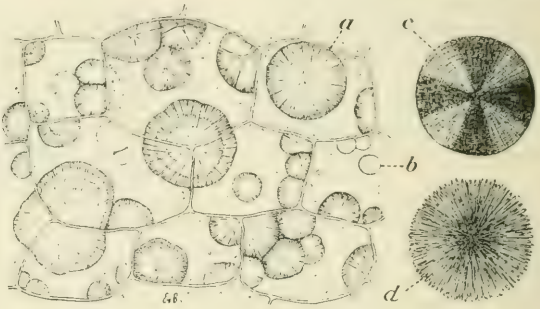


Fig. 148.

Fig. 147 *bis*. — *b*, Asque de Sphérie (*Sphæria Mazierei*) ; *c*, les huit spores, cloisonnées transversalement ; *a*, globule d'amyloïde, dépendant de la membrane (Criè).

Fig. 148. — Inuline du tubercule de Dahlia, après séjour dans la glycérine pure. *a*, sphérocristaux aiguillés, à stries radiaires plus ou moins nettes ; *b*, globules d'inuline amorphes (gr. : 400). — *c*, croix noire à la lumière polarisée (entre les deux nichols croisés) ; *d*, sphérocristal à aiguilles nettes.

a, *b*), en abandonnant des coupes ou tranches épaisses de tubercules de Dahlia dans l'alcool à environ 80°, ou encore dans la glycérine pure. Dans ce dernier réactif, les sphérocristaux se déposent lentement et sont d'ordinaire moins denses que ceux précipités plus brusquement par l'alcool ; leurs aiguilles rayonnantes apparaissent parfois très distinctes les unes des autres (*a*). Dans tous les cas, il suffit d'un peu d'eau alcoolisée pour dissoudre la substance amorphe qui masque les prismes, quand on a affaire à des sphérocristaux serrés.

Dans l'alcool concentré, l'inuline se précipite simplement en globules amorphes (*b*).

Les cristaux se forment presque toujours contre les parois cellulaires, et le même cristal peut empiéter sur plusieurs cellules contiguës.

Outre leur structure rayonnée, ils offrent parfois une striation concentrique, marquant les stades de l'accroissement.

Après la maturité des tubercules de Dahlia, de Topinambour, l'inuline se transforme (vers décembre) en *lévuline*, corps plus soluble, et se reconstitue au printemps suivant.

Les acides étendus transforment l'inuline en *lévulose* ou *fructose*. Pendant la germination des organes qui la contiennent en réserve, une diastase spéciale, l'*inulase*, la convertit en ce même sucre, sa forme assimilable, préalablement à son transport au lieu d'emploi.

d) **Glycogène.** — Cet hydrate de carbone, de même forme générale que le précédent et, comme lui, de fort poids moléculaire, extrait tout d'abord du foie des Mammifères, puis du corps de divers autres animaux (Huître, Moule...), est élaboré aussi, parfois en très grande abondance, par les Champignons. Il joue chez ces plantes le rôle de l'amidon, principe que seuls les végétaux verts peuvent produire.

Ordinairement dissous dans le suc, le glycogène peut se présenter aussi en granulations, par exemple dans l'*ergot du Seigle* en voie de germination (voy. *Ascomycètes*).

Pour *préparer le glycogène*, on traite par exemple des Cèpes (Bolet comestible), préalablement séchés et pulvérisés, par de l'eau bouillante légèrement alcalinisée. La liqueur est ensuite neutralisée et additionnée de phosphate de sodium et de chlorure de calcium : le précipité de phosphate calcique qui prend naissance a pour effet d'entraîner les principes pectiques, qui épaississent la liqueur et gênent l'opération.

Pour précipiter ensuite le glycogène, on traite la liqueur par l'alcool, en répétant l'opération à plusieurs reprises sur le produit précipité ; on obtient ainsi une poudre blanche que l'on dessèche. Il faut remarquer qu'elle ne représente pas le glycogène tout à fait pur.

Propriétés. — Le glycogène forme avec l'eau plutôt une émulsion qu'une vraie dissolution ; la liqueur, toujours opalescente, s'éclaircit sensiblement en présence d'une petite proportion d'acide acétique. Le glycogène est de nature colloïdale, comme les albuminoïdes : sa pseudo-dissolution ne traverse pas les membranes perméables.

En présence de l'iode, il prend une *teinte rouge brun* (Bolet), parfois violacée (Levure), parfois même bleue (ergot du Seigle) ; l'iodure instable ainsi constitué est décoloré par la chaleur à 70°, mais reprend sa teinte première après refroidissement, comme du reste aussi l'iodure d'amidon.

Les acides étendus convertissent le glycogène à chaud en dextrose ; la diastase proprement dite (amylase) paraît le transformer seulement en maltose.

Notons que le glycogène tout à fait pur n'est bien précipité de sa dissolution, par l'alcool, qu'en présence d'un sel, tel que le chlorure de sodium.

c) **Galactane.** — Le galactane fait partie des réserves solubles de diverses graines, notamment celles des Légumineuses (Lupin, Luzerne...), ainsi que de certains organes souterrains, comme la racine charnue de l'Epiaire tubéreuse (vulg. *Crosne* du Japon, fig. 649). Il est précipité de sa dissolution par l'alcool, sous forme d'une poudre blanche incristallisable ; à l'état desséché, il se présente en masses cornées grisâtres.

Le galactane ne réduit pas directement la liqueur de Fehling, mais seulement (comme les saccharoses, avec lesquels il ne faut pas le confondre) après action des acides étendus, à chaud, qui le convertissent en un glucose, le *galactose*. L'acide nitrique l'oxyde énergiquement et le transforme en acide mucique.

La racine de l'Epiaire tubéreuse (*Stachys tuberosa*) (voy. *Réserves*) renferme une proportion énorme de ce principe, environ les trois quarts de son poids sec ; par contre, l'amidon et les sucres y manquent, et les albuminoïdes constituent les 6 ou 7 centièmes de ce même poids sec.

3. — Sucres. — Examinons successivement les *glucoses* et les *saccharoses*.

Propriétés. — Pour la détermination de ces hydrates de carbone, ainsi que des pentoses (p. 104), on utilise les caractères suivants : 1° la composition chimique, qui définit le groupe ; 2° la réduction du sulfate de cuivre, en présence d'un excès de potasse (*liqueur de Fehling*) ; 3° le pouvoir rotatoire optique ; 4° le pouvoir fermentescible (voy. *Levure*) ; 5° la combinaison du sucre considéré avec la phénylhydrazine.

Si la dissolution du sucre, versée dans la liqueur de Fehling bouillante, donne lieu à un précipité rouge de sous-oxyde de cuivre, le sucre est dit *réducteur* (glucose, maltose).

Si l'on traite cette même dissolution par la *phénylhydrazine*, en présence de l'acide acétique, il se forme, à froid ou à chaud, une combinaison, nommée *osazone*, qui se précipite sous forme de cristaux, microscopiques ou visibles à l'œil nu, et ordinairement aiguillés. Or, les caractères des osazones (solubilité, point de fusion...) diffèrent avec les sucres qui leur donnent naissance.

Ainsi, l'osazone du glucose ou *glucosazone* est presque insoluble dans l'eau et dans l'alcool, et fond à 25° ; au contraire, l'*arabinosazone*, osazone de l'arabinose (sucre en C^5

ou *pentose*), est soluble dans l'alcool froid et dans l'eau bouillante, et fond vers 143°, etc.

1° **Glucoses** ($C^6H^{12}O^6$). — *a*) *Dextrose* ou *glucose proprement dit*. — Ce sucre tire son nom de ce qu'il *dévie à droite* le plan de polarisation de la lumière : il est, comme l'on dit, dextrogyre.

Le dextrose prend naissance dans les feuilles vertes, soumises à l'action de la lumière, au cours de l'assimilation de l'anhydride carbonique : il s'en produit aussi dans les tissus de réserve, lors de la digestion de l'amidon ou du saccharose, etc.

Le glucose solide se présente sous forme de masses blanches d'apparence amorphe : pour l'avoir nettement cristallisé, il faut alcooliser sa dissolution et l'évaporer lentement : il se dépose alors des prismes clinorhombiques.

Ce sucre réduit énergiquement la liqueur de Fehling : il est *directement fermentescible*, c'est-à-dire qu'en présence de la Levure de bière, il est dédoublé aussitôt en alcool, anhydride carbonique et produits accessoires : en d'autres termes, il subit directement, sans transformation préalable, la *fermentation alcoolique* (v. *Levure*).

Traité par l'hydrogène naissant, le glucose se convertit en mannite, principe de goût également sucré ($C^6H^{14}O^6$).

b) *Lévulose*. — Contrairement au dextrose, dont il est un isomère, le lévulose *dévie à gauche* le plan de polarisation de la lumière : il est lévogyre. Il existe dans tous les fruits mûrs, d'où ses autres noms de *sucre de fruits* et *fructose*, et il y est associé, molécule à molécule, au glucose, ainsi parfois qu'au saccharose (voy. *Fruit*).

Le lévulose cristallise difficilement : ce n'est qu'après plusieurs mois que sa dissolution concentrée l'abandonne, sous forme de belles et longues aiguilles. Ce sucre est très soluble dans l'eau, réducteur et directement fermentescible, comme le dextrose.

On extrait d'ordinaire le lévulose du *sucre interverti* (p. 90) au moyen du carbonate de calcium, en se basant sur ce que le dextrosate de calcium est soluble, tandis que le lévolusate est insoluble. On isole ensuite le lévulose du précipité au moyen de l'acide oxalique.

c) *Galactose*. — Ce troisième glucose résulte de l'action des

acides étendus sur le galactane ($C^6H^{10}O^5$) ou sur le sucre de lait ($C^{12}H^{22}O^{11}$) : le premier de ces hydrates de carbone ne donne que du galactose, le second du galactose et du dextrose :

$$\underset{\text{Galactane}}{C^{16}H^{10}O^5} + H^2O = \underset{\text{Galactose}}{C^6H^{12}O^6}.$$

$$\underset{\text{Lactose}}{C^{12}H^{22}O^{11}} + H^2O = \underset{\text{Galactose}}{C^6H^{12}O^6} + \underset{\text{Dextrose}}{C^6H^{12}O^6}.$$

Comme le galactane, le galactose est transformé en acide mucique par l'acide nitrique, contrairement au dextrose et au lévulose.

2° **Saccharoses** ($C^{12}H^{22}O^{11}$). — *a) Saccharose proprement dit.* — Ce sucre est particulièrement abondant dans la tige de la Canne à sucre (*Saccharum*), dont le suc en renferme jusqu'à 20 p. 100 : dans la tige du Sorgho (15 p. 100), du Maïs (8 p. 100), de l'Erable à sucre; dans la racine de Betterave (14 à 15 p. 100), dans diverses feuilles (Vigne...) et fruits (cerise, fraise, ananas...). Il se dépose de sa dissolution concentrée en gros prismes clinorhombiques.

Le saccharose est dextrogyre. Il offre trois propriétés principales :

1° Il ne réduit pas directement la liqueur de Fehling, mais seulement après l'action des acides étendus à l'ébullition ;

2° Les acides étendus le transforment par hydratation, à chaud, en un nombre égal de molécules de dextrose et de de lévulose, sucres réducteurs : ce mélange est, non plus dextrogyre comme le sucre de canne, mais lévogyre, parce que le pouvoir rotatoire du lévulose est supérieur à celui du dextrose, d'où son nom de *sucre interverti ;* l'interversion du saccharose a lieu aussi dans la plante, par l'action de l'invertine (p. 90), toutes les fois que ce sucre doit être assimilé, par exemple dans la Betterave, plante bisannuelle, au printemps de la seconde année, lorsque commence la fructification ;

3° Le saccharose n'est pas directement fermentescible en présence des Levures : ces dernières l'intervertissent préalablement, grâce à une excrétion d'invertine, sauf quelques espèces (Levure apiculée...), qui sont incapables d'élaborer ce ferment.

Le sucre de canne se combine à la chaux pour former un sel soluble, le *sucrate de calcium.*

b) *Maltose.* — Ce saccharose est important en ce qu'il représente le produit essentiel de la digestion de l'amidon par la diastase (*amylase*), tant chez les animaux que chez les plantes (p. 113).

Le maltose est dextrogyre et cristallisable. Contrairement au sucre de canne, il *réduit directement* la liqueur de Fehling.

Pour le préparer, on traite de l'empois d'amidon au dixième par une solution d'extrait de malt, à la température de 60°, pendant deux heures. On filtre et on concentre la liqueur ; après quoi, on la précipite par l'alcool à 90°, en quantité suffisante pour maintenir le mélange à environ 60° d'alcool. On filtre à nouveau, on concentre jusqu'à consistance sirupeuse, puis on abandonne à la cristallisation.

Il se dépose ainsi de belles aiguilles de maltose, de composition $C^{12}H^{22}O^{11} + H^2O$.

Les acides étendus tranforment le maltose en glucose (dextrose) : la diastase, ou, ce qui revient au même, l'extrait de malt, n'est pas douée de ce pouvoir.

Il existe un *isomaltose*, qui possède une odeur agréable et que la diastase convertit en maltose.

c) *Tréhalose.* — Le tréhalose ou mycose a été extrait d'un grand nombre de Champignons (Lactaire, Cèpe, Polypore, ergot du Seigle...) : il représente le sucre caractéristique de ce groupe de végétaux, comme le glycogène en est l'hydrate de carbone typique de constitution amylacée.

Le tréhalose s'accumule surtout dans les Champignons au moment de la fructification, et principalement dans le pied des espèces à chapeau (Cèpe ou Bolet). Pendant la maturation du fruit, il est lentement résorbé, pour servir à l'achèvement des spores : à ce moment apparaît un principe sucré nouveau, la *mannite* ($C^6H^{14}O^6$), sans doute par hydrogénation d'une partie du tréhalose, ainsi qu'un peu de glucose.

La dessiccation des Champignons à chapeau, le Lactaire poivré par exemple, peut entraîner la disparition complète du tréhalose.

Ce sucre se dépose de sa solution hydroalcoolique concentrée en cristaux ordinairement octaédriques ; pas plus que le sucre de canne, il ne réduit la liqueur cupro-potassique.

Les acides étendus le convertissent en glucose, transformation réalisée également par un ferment diastasique, la *tréhalase*.

d) *Lactose.* — Ce sucre, directement réducteur, caractéristique du lait de l'espèce humaine et de celui des Herbivores, n'a été signalé que tout à fait exceptionnellement chez les végétaux (*Achras Sapota*).

4. — Autres corps de goût sucré. — *a*) **Mannite.** — La mannite ($C^6H^{14}O^6$) est un *alcool hexatomique*, qui prend naissance lors de l'action de l'hydrogène naissant sur le dextrose. Il forme la partie sucrée de la manne du Frêne (*Fraxi-*

nus ornus), d'où on l'extrait d'ordinaire ; on le rencontre aussi dans le péricarpe jeune de l'olive, dans les appareils fructifères des Champignons (Agarics...), ainsi que dans le thalle des Laminaires (Algues brunes).

Une solution hydroalcoolique suffisamment concentrée de mannite abandonne de gros prismes ou de longues aiguilles soyeuses, d'aspect caractéristique. La mannite ne réduit pas la liqueur cupro-potassique.

La *manne de Briançon*, que laissent exsuder les troncs des Mélèzes (Conifères), renferme, non de la mannite, mais un saccharose spécial, le *mélézitose*.

b) **Inosite.** — L'inosite ($C^6H^{12}O^6$), bien qu'isomère du glucose et de goût sucré comme lui, s'en éloigne beaucoup par l'ensemble de ses propriétés. Ce corps se rattache étroitement aux composés aromatiques et doit être considéré comme un produit d'addition de la benzine (C^6H^6) : l'acide iodhydrique à la température de 170° la convertit, en effet, en ce dernier corps ; l'acide nitrique donne naissance à des dérivés orangés. L'inosite, phénol hexavalent ($C^6H^6(OH)^6$), n'est pas fermentescible.

On a reconnu l'existence de ce composé dans des plantes très diverses (Haricot, Pois, Morelle tubéreuse ou Pomme de terre, Asperge, Frêne...) : il existe d'ailleurs aussi chez les animaux (sucre de muscles).

5. — Glucosides. — On nomme ainsi des principes, tantôt ternaires sans azote, tantôt azotés et au moins quaternaires, qui offrent la propriété de se décomposer par hydratation en glucose, produit constant, et en d'autres corps, variables avec l'espèce de glucoside considérée.

Les glucosides sont cristallisables et en majorité dépourvus d'azote.

Parmi les glucosides azotés, les deux plus importants sont : 1° l'*amygdaline* ($C^{20}H^{27}AzO^{11}$), très abondante dans les amandes amères, mais qui manque aux amandes douces, ainsi qu'aux graines du Poirier, de l'Aubépine et du Néflier ; 2° la *sinigrine* ($C^{10}H^{18}AzKS^2O^{10}$), de la Moutarde noire.

Les produits de dédoublement de ces deux glucosides ont été précédemment étudiés (p. 93).

Pour isoler l'amygdaline, on traite par l'alcool les tourteaux d'*amandes amères*, qui ont servi à l'extraction de l'huile, et on concentre simplement la dissolution : par le refroidissement, l'amygdaline se dépose à l'état de poudre blanche.

Parmi les glucosides ternaires, on peut citer : la *populine* ($C^{20}H^{22}O^8$), que l'on extrait de l'écorce du Tremble ; la *phlo-*

ridzine ($C^{21}H^{24}O^{10}$), de la racine de diverses Rosacées (Pommier, Cerisier...) ; la *coniférine* ($C^{16}H^{14}O^{8}$), du suc des Conifères : par oxydation, cette dernière se transforme en *vaniline*, principe aromatique, qui existe, non seulement dans la Vanille, mais encore dans le péricarpe du grain d'Avoine, dans le liège ; enfin les *tanins*.

Phloroglucine. — La *phloridzine* donne lieu, au cours de ses dédoublements, à un produit du groupe des phénols. En effet, traitée d'abord par l'acide sulfurique étendu, elle se convertit par hydratation en phlorétine, substance blanche cristallisable, et en glucose, et la phlorétine, à son tour, sous l'action de la potasse à chaud, se transforme en acide phlorétique et en phloroglucine ($C^{6}H^{3}(OH)^{3}$), phénol trivalent, de goût sucré.

Notons ici que la *phloroglucine* est assez répandue dans les végétaux. Elle a été reconnue notamment chez les Algues, dans des vésicules intraprotoplasmiques spéciales, mais non dans les vésicules ordinaires à suc cellulaire. Le réactif de ce composé est la dissolution de vaniline dans l'acide chlorhydrique, qui le colore en rouge.

La phloroglucine existe aussi dans la paroi lignifiée des éléments du bois ancien (vaisseaux...), comme l'atteste le précédent réactif.

Tanins. — Les tanins, qui se rattachent aux glucosides, sont des principes *astringents* fort répandus dans le Règne végétal. Leurs propriétés acides faibles les ont fait dénommer encore *acides tanniques*, expression impropre, puisque les affinités chimiques des tanins, comme du reste celles de divers glucosides, tendent à les rapprocher des phénols.

Le plus connu est le *tanin du Chêne* ou tanin proprement dit ($C^{27}H^{22}O^{17}$). On l'extrait, au moyen de l'éther, des *noix de galle*, excroissances sphériques des feuilles du Chêne, qui résultent des piqûres des Cynips (Insectes hyménoptères) ; les galles d'un Chêne d'Orient (*Quercus infectoria*) renferment environ le quart de leur poids en tanin.

Les propriétés caractéristiques des tanins sont : 1° d'être solubles dans l'eau ; 2° de précipiter les substances albuminoïdes (gélatine...), avec lesquelles ils forment des *tannates* insolubles ; s'il s'agit de membranes animales, de la peau, etc., le composé imputrescible formé n'est autre que le cuir ; 3° de précipiter en noir (encre), en vert foncé ou en vert bleuâtre les sels ferriques (perchlorure de fer...).

Cette dernière réaction est employée pour déterminer microchimiquement la distribution des cellules tannifères dans la plante ; on emploie aussi le bichromate de potassium, qui donne une coloration brune ou rougeâtre.

C'est au tanin des fruits, coupés au couteau, surtout des

fruits non mûrs, qu'est dû le noircissement de la lame, les acides libres du suc attaquant légèrement le fer ; les réceptacles d'Artichaut en renferment aussi une forte proportion.

Localisation des tanins. — Les tanins sont tantôt *localisés* dans des cellules spéciales, à contenu plus dense que les cellules normales, dites *cellules tannifères*, comme dans diverses Composées (Chardon, Artichaut...) et Légumineuses (fig. 151, 152, *b*), dans la moelle du Sureau et de la Ronce (fig. 149, *a*), etc. ; tantôt au contraire ils se rencontrent

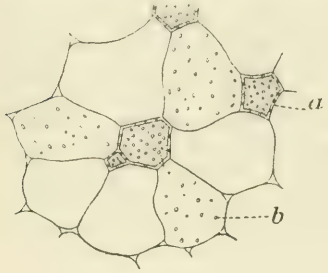


Fig. 149.

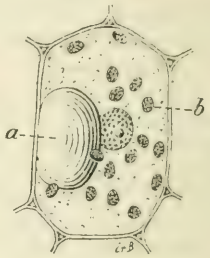


Fig. 150.

Fig. 149. — *a*, files de longues cellules tannifères de la moelle de la Ronce ; *b*, parenchyme normal avec ponctuations (gr. : 200) (Gérard).

Fig. 150. — Cellule de la gaine de la feuille de *Desmanthus plenus*. *b*, corps chlorophylliens ; *a*, vésicule à suc tannifère (Zimmermann).

indistinctement dans toutes ou presque toutes les cellules du parenchyme (écorce de Chêne, brou de noix).

Chez les Légumineuses, les cellules tannifères du limbe sont en majorité, tantôt sous-épidermiques (fig. 151, *b*), tantôt profondes (fig. 152) ; parfois les deux systèmes coexistent (*Anthyllis*, fig. 151).

Dans tous les cas, ces principes sont renfermés, en dissolution ou en combinaison, dans le suc de vésicules brillantes (fig. 150, *a*), à paroi protoplasmique plus ou moins distincte, sans doute active dans la production des tanins, en un mot dans des *hydroleucites tannifères* (p. 17).

Il faut remarquer que, sous l'action des acides du suc cellulaire, le tanin peut rester en dissolution dans la cellule, quoique en présence de matières albuminoïdes. C'est ce qui a lieu, par exemple, dans la racine d'Azolle (Cryptogame vasc.) : la combinaison soluble qu'y forme le tanin avec les albuminoïdes peut en être extraite sous forme de gouttelettes, par plasmolyse ; elle est précipitable par le carbonate d'ammonium.

De même, les alcaloïdes (strychnine, nicotine, atropine...), précipités en blanc par le tanin, lorsqu'ils sont en solution neutre, restent en dissolution dans un milieu acide, ce qui arrive notamment dans l'épiderme, siège important d'alcaloïdes chez les Solanées (p. 102) ; dans ce cas, on trouvera à la fois les réactions des alcaloïdes et celles des tanins.

Rôle des tanins. — Les tanins représentent, tantôt des *produits nutritifs* transitoires, appelés à subir d'autres trans-

formations, tantôt des *produits d'excrétion*, destinés à demeurer indéfiniment dans les cellules qui les renferment.

Le premier cas est réalisé dans les fruits charnus (pomme) : pendant leur maturation, le tanin se change petit à petit en sucre, ce qui diminue l'âpreté du fruit, ou bien il sert purement et simplement à alimenter la respiration des parenchymes (voy. *Fruit*).

Le second cas, celui où le tanin reste sans emploi nutritif ultérieur, est plus fréquent (écorce et feuilles du Chêne, du Bouleau...). Le tanin sert alors, en fait, à la *protection* de la plante; car les animaux herbivores (Escargot...) ne touchent pas aux espèces abondamment pourvues de tanin, à moins qu'on n'en ait éliminé ce composé par une macération de la plante broyée dans l'eau, ou par la dessiccation.

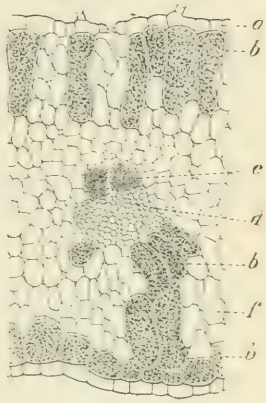


Fig. 151. *Anthyllis genistæ* (limbe), section transversale. *a*, épiderme ; *b*, exoderme avec cellules tannifères ; *c*, *d*, faisceau ligneux et libérien ; *b*, tannifères profonds ; *f*, parenchyme vert (gr. : 140) (Vuillemin).

Le tanin comme aliment.—Le tanin constitue pour diverses Moisissures un excellent *milieu nutritif*. Ainsi, pour obtenir le Stérigmatocyste noir (*Ascomycètes*, fig. 644), il suffit d'abandonner à l'humidité, sous cloche, des noix de galle : elles se couvrent bientôt de petits renflements foncés, qui ne sont autres que des amas de spores, disposées côte à côte en chaînettes.

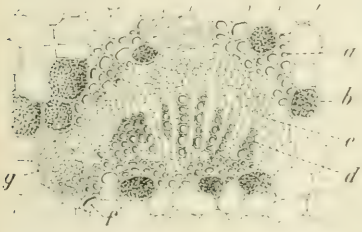


Fig. 152. — Faisceau médian du pétiole de *Tetragonolobus siliquosus* (la face inf. est en haut). — *a*, *g*, péricycle sclérifié ; *b*, tannifères péricycliques ; *c*, liber ; *d*, bois ; *f*, cellule oxalifère (gr. : 160) (Vuillemin).

Si la culture se fait dans une solution de tanin, d'ailleurs pourvue des autres aliments (sels minéraux), on constate à l'analyse que le tanin est dédoublé, par hydratation, en *acide gallique* et *glucose*, et c'est probablement sous cette forme qu'il est absorbé.

Chimiquement, la même transformation s'obtient par l'ébullition du tanin avec les acides étendus :

$$\underset{\text{Tanin}}{C^{27}H^{22}O^{17}} + 4H^2O = \underset{\text{Acide gallique}}{3\,C^7H^6O^5} + \underset{\text{Glucose}}{C^6H^{12}O^6}$$

L'acide gallique précipite les sels de fer en bleu, comme certains tanins, mais non la gélatine.

6. — Cellulose. — La cellulose $(C^6H^{10}O^5)^n$ représente la substance fondamentale des membranes cellulaires normales; elle y est ordinairement imprégnée de principes pectiques (p. 129), et même ces derniers forment en prédominance la lamelle moyenne (fig. 15, II, *c* et 153, *b*).

Divers principes, les uns minéraux (silice, carbonate de calcium), les autres organiques (lignine...), peuvent l'incruster et accroître sa dureté ou sa résistance (p. 26).

Propriétés et préparation. — Les propriétés caractéristiques de la cellulose sont les suivantes.

1° Elle se colore en bleu, en présence du chlorure de zinc ou de calcium iodé, de l'acide sulfurique ou phosphorique iodé. Le réactif ajouté à l'iode a ici pour rôle de transformer la cellulose en une substance bleuissable par l'iode, comparable à l'amyloïde (p. 116), et nommée *hydrocellulose*.

2° Elle se dissout dans l'oxyde de cuivre ammoniacal (réactif bleu de Schweizer).

3° Elle n'est pas attaquée par les alcalis étendus.

4° Elle est douée d'affinités marquées pour les *colorants acides* et apparaît ainsi comme un principe basique; mais certains de ces colorants exigent, pour se fixer, un bain alcalin (rouge Congo, benzopurpurine...), et les autres au contraire un bain acide (noir naphtol...). Ces colorants permettent de distinguer la cellulose des principes pectiques, qui, eux, étant acides, demandent des colorants basiques.

Par exception, les membranes des Champignons (sauf celles des Mucorinées et de quelques autres groupes, voy. *Champignons*), celles des Nostocacées (Algues bleuâtres, fig. 40), ne bleuissent pas directement en présence des réactifs de la cellulose, mais seulement après traitement préalable par la potasse à chaud, ou par le réactif de Schulze (p. 28), qui, par dédoublement, transforment ces membranes en cellulose bleuissable. On a donné le nom de *fongine* ou *métacellulose* à cette variété plus condensée de cellulose.

Préparation. — Pour isoler la cellulose, on peut employer le vieux linge (fibres cellulosiques), la moelle de Sureau âgée, ou encore le coton.

On fait bouillir cette matière première, préalablement incisée, avec une solution étendue de potasse, qui dissout les traces de matières albuminoïdes qu'elle peut encore contenir (protoplasme...), ainsi que les principes pectiques. On épuise ensuite la masse par l'eau de Javel, qui la décolore; par l'alcool et l'éther, qui entraînent les traces de substances

grasses. Après un dernier lavage à l'eau, on sèche le produit : il représente de la cellulose à peu près pure.

Pour l'éprouver, on laisse d'abord la substance pendant quelques minutes dans l'acide sulfurique étendu de son volume d'eau, puis on plonge dans l'eau iodée : la réaction bleue se produit aussitôt.

Microchimiquement, on peut obtenir un corps cristallisé, qui bleuit par le réactif précédent et qui paraît représenter de la cellulose, tout au moins un corps voisin. A cet effet, on traite par le réactif de Schweizer, pendant plusieurs heures, des coupes de moelle ou d'écorce, préalablement vidées de tout contenu par l'eau de Javel ; on décante ; on ajoute au tissu restant de l'ammoniaque jusqu'à décoloration complète ; enfin on lave à l'eau distillée. Les cavités cellulaires renferment alors des touffes d'aiguilles ou des sphérocristaux, colorables en bleu comme la cellulose.

Traitée à chaud par l'acide sulfurique suffisamment concentré, la cellulose se convertit à la longue, par hydratation, en glucose (dextrose).

La *structure de la membrane* a déjà été étudiée (p. 23).

7. — Principes pectiques. — Les principes pectiques se rencontrent, soit à l'état insoluble dans les membranes, où ils sont associés à la cellulose, soit en dissolution dans le suc cellulaire (fruits, racine de Carotte, p. 130).

On en distingue quatre principaux : la *pectose*, la *pectine*, l'*acide pectique* et l'*acide métapectique*.

Seule, la pectine est soluble dans l'eau ; les autres principes sont aisément dissous par les alcalis étendus, à l'inverse de la cellulose, qui exige des acides forts ou des bases concentrées.

L'acide nitrique les oxyde et les convertit en *acide mucique ;* le réactif de Schweizer (p. 128) ne les dissout pas ; enfin ces composés ne réagissent en bleu, ni en présence de l'iode seul, ni en présence de l'iode et de l'acide sulfurique.

Les principes pectiques ne fixent pas non plus les mêmes colorants que la cellulose. En raison de leur fonction acide, ils témoignent d'une affinité spéciale pour les *colorants basiques* (bleu de méthylène, bleu de naphtylène, brun Bismarck, vert d'iode), et la liqueur dans laquelle agissent ces colorants doit être neutre ou légèrement acide ; de cette manière, on évite leur précipitation.

1° Pectose. — La pectose est unie à la cellulose dans les membranes non lignifiées. On n'a pu encore l'isoler, à cause de sa grande altérabilité ; car toutes les actions, qui tendent à la séparer de la cellulose, la font passer à l'état d'acide pec-

tique, ce qui a lieu, notamment, lorsqu'on traite les tissus par le réactif de Schweizer, qui dissout seulement la cellulose.

2° Pectine. — Ce second principe existe en dissolution plus ou moins épaisse dans le suc des fruits mûrs.

On peut le retirer, par exemple, du marc de Carottes. A cet effet, on lave le marc à l'alcool bouillant, et on le fait macérer dans de l'eau additionnée de deux centièmes d'acide chlorhydrique. Après avoir filtré la liqueur, on la précipite par son volume d'alcool ; la pectine se dépose en une masse floconneuse, qu'on lave à l'eau et qu'on dessèche.

Une diastase spéciale, la *pectase*, transforme la pectine en acide pectique (voy. *Fermentation pectique*, p. 91).

3° Acide pectique. — L'acide pectique se rencontre dans la membrane cellulaire, sous forme de *pectate de calcium*.

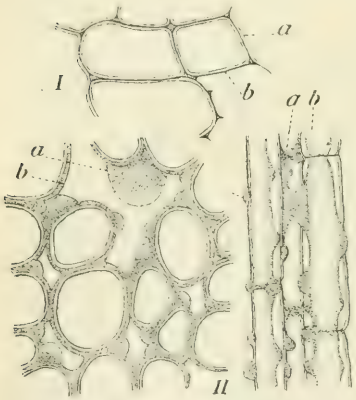


Fig. 153 et 154. — I, parenchyme de tubercule de Pomme de terre : *b*, lame moyenne pectique, épaissie aux angles ; *a*, membrane cellulosique. — II, parenchyme lacuneux du pédoncule floral de Narcisse (*Narcissus Pseudo-Narcissus*), coupe transversale et longit. ; *a*, *b*, amas et lames de principes pectiques, dans les lacunes (gr. : 120) (Mangin).

Il se dissout dans les carbonates alcalins étendus, mais sa dissolution reste gélatineuse ; dans l'oxalate d'ammonium, au contraire, la solution conserve toute sa fluidité.

L'acide pectique forme la lame moyenne des membranes normales (fig. 153, I, *b*), ainsi que le revêtement des espaces intercellulaires (II, *b*) ; le long des angles de ces derniers, il s'épaissit fréquemment en côte saillante (fig. 153, II, *a*).

D'après ce qui précède, pour dissocier un tissu mou, il suffit de le faire macérer dans une solution d'oxalate d'ammonium, ou encore de faire agir successivement un acide étendu, qui transforme la pectose en acide pectique, et un carbonate alcalin, qui dissout ce dernier ; seule, la partie cellulosique de la membrane subsiste.

La même dissociation est accomplie à la longue par le Bacille amylobacter (voy. *Fermentation butyrique*).

Rappelons que c'est à la gélification des principes pectiques des membranes qu'est dû l'isolement des cellules mères des grains de pollen, puis des grains de pollen eux-mêmes.

Pour préparer l'acide pectique, le mieux est de recourir à la *gomme adragante* (p. 137), mucilage qui renferme jusqu'à 70 p. 100 de pectose. On fait macérer ce produit pendant quelques jours dans l'eau, ce qui amène la transformation de la pectose insoluble en pectine soluble : celle-ci est ensuite transformée en acide pectique par l'ébullition avec des alcalis ou des carbonates alcalins étendus. Il ne reste plus qu'à précipiter l'acide pectique de sa combinaison (pectate de sodium...), au moyen de l'acide chlorhydrique ; on obtient ainsi une substance blanchâtre, d'aspect fibreux.

4° Acide métapectique. — Ce corps naît de l'action prolongée des alcalis sur l'acide pectique ; il a été reconnu identique à l'*acide arabique* ou *arabine* des gommes.

Comme les gommes, du reste, il se transforme partiellement, sous l'action des acides étendus, en *arabinose* ($C^5H^{10}O^5$), sucre du groupe des pentoses.

Cette réaction distingue les principes pectiques des hydrates de carbone proprement dits qui, eux, donnent du glucose.

8. — Gommes. — Les gommes ($C^6H^{10}O^5$)^n se rapprochent des principes pectiques par leurs propriétés chimiques.

Leur production est directement liée à une *transformation des membranes cellulosiques*, et même du contenu cellulaire.

Telles qu'elles exsudent des Acaciers (gomme arabique), des Cerisiers, Abricotiers (gomme *nostras*), etc., elles renferment, outre les principes gommeux, diverses substances étrangères, comme des grains d'amidon, des fragments de membrane non transformés, des sels minéraux, etc.

Arabine et cérasine. — Les principes constitutifs essentiels des gommes sont : l'*arabine* et la *cérasine*, principes voisins de la pectine, donnant naissance, par l'hydrolyse, à des glucoses, notamment du galactose, et à de l'arabinose, sucre du groupe des pentoses (p. 104).

L'acide nitrique les convertit en *acide mucique*, et, si l'oxydation est suffisamment prolongée à chaud, en *acide oxalique*.

a) L'*arabine* (*acide arabique*, *acide gummique*) constitue la majeure partie de la gomme arabique : elle s'y trouve à l'état de combinaison calcique (gummate de calcium), le calcium

étant d'ailleurs peu abondant (2 à 4 p. 100 seulement du poids des cendres).

L'arabine est soluble dans l'eau. A la température de 150 degrés, elle se transforme en *acide métagummique*.

Pour isoler l'arabine, on traite à froid une dissolution de

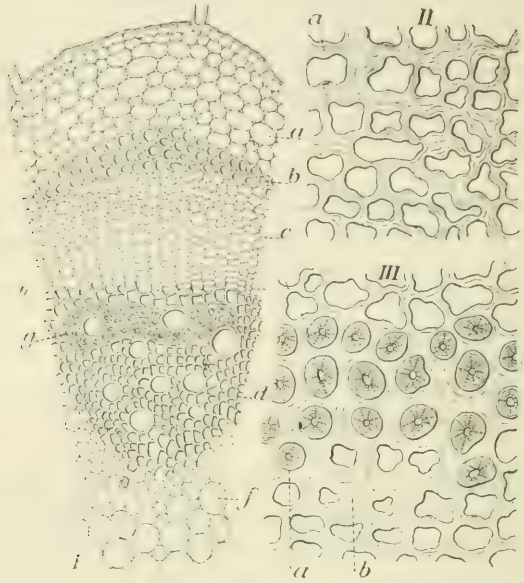


Fig. 155 à 157. — Formation de la gomme. — I, coupe transversale d'une tige jeune d'Acacia (*A. dealbata*) ; *a*, épiderme et écorce ; *b*, péricycle sclérifié ; *c*, liber gommifère ; *d*, bois ; *f*, moelle ; *g*, faisceau de fibres et parenchyme avec membranes gonflées, mais non encore gommifiées. — II, liber de la figure précédente, grossi ; *a*, membranes très gonflées, en voie de gommification. — III, péricycle gommifié d'*Acacia Senegal* ; *b*, membranes épaissies, formant un amas de gomme ; *a*, fibres non transformées (Lutz).

gomme par l'acide chlorhydrique étendu, et on précipite la liqueur par l'alcool pur.

L'arabine forme aussi la partie soluble de la gomme du Cerisier et autres Rosacées.

b) La *cérasine* (*acide métarabique*, *acide métagummique*) constitue la partie de la gomme du Cerisier qui ne se dissout pas dans l'eau froide.

Elle se dissout à la longue dans l'eau bouillante. Sa composition centésimale est la même que celle de l'arabine.

Développement de la gomme. — Les éléments cellulaires

appelés à subir la transformation gommeuse commencent d'ordinaire par épaissir fortement leurs membranes (fig. 155, II, *a*), aux dépens du contenu cellulaire (amidon, protoplasme) ; après quoi, ces épaississements cellulosiques se gommifient (III, *b*), en respectant pendant quelque temps la membrane cellulosique primaire. Tôt ou tard, cette dernière subit à son tour la même transformation.

Les épaississements de membrane se colorent d'autant plus fortement en bleu par le chlorure de zinc iodé que leur métamorphose en gomme, principe de nature pectique, est moins avancée.

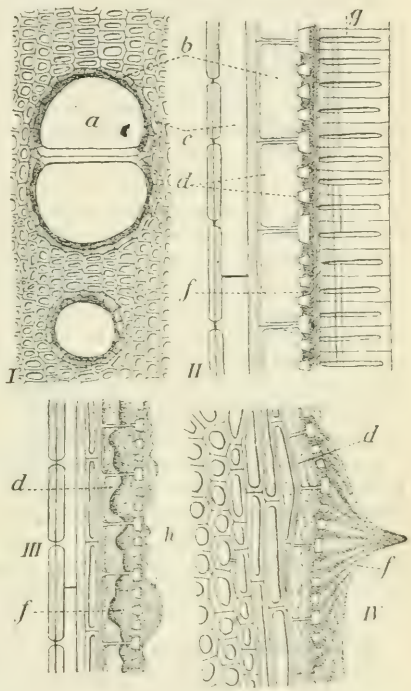


Fig. 158 à 161. — Gommose de la Vigne. — I, section transversale du bois (gr. : 110). — II, section longitudinale (gr. : 400) ; *a*, vaisseaux ; *b*, leurs cellules annexes ; *c*, fibres ligneuses ; *d*, couche protoplasmique ; *f*, ponctuations ; *g*, vaisseau rayé. — III, *f*, *h*, début de la formation de la gomme ; *d*, protoplasme des cellules annexes. — IV, la gomme *f* s'épanche dans la cavité d'un large vaisseau, dont la paroi de droite n'est pas figurée ; *d*, protopl. (gr. : 250) (Mangin).

1° Dans les jeunes pousses des *Acaciers gommiers* (fig. 155, I), c'est au niveau de l'assise génératrice libéroligneuse (*h*), alors en voie active de cloisonnement pour la production du bois et du liber secondaires, que la gomme commence à se montrer, comme l'indiquent les colorants basiques (solution hydroalcoolique de rouge de Cassella...).

De là, la gommose gagne le liber (*c* et II, *a*), les rayons médullaires et le parenchyme du bois jeune (*g*), à proximité de l'assise génératrice.

La cavité des vaisseaux et des fibres ligneuses ne tarde pas à être envahie par la gomme. Mais, dans ces éléments, elle ne se développe pas aux dépens des membranes ; elle provient simplement des éléments parenchymateux adjacents. Dans les vaisseaux, l'introduction de la gomme se fait par les ponctuations (fig. 158, II, *f*), où en effet elle apparait tout d'abord ; mais elle peut aussi prendre naissance dans leur cavité, lorsque cette dernière est occupée par des thylles (p. 219).

La gommose atteint ensuite çà et là des groupes de cellules corticales. Petit à petit, ces plages gommifiées s'étendent et se relient aux éléments

libériens, à travers le péricycle (fig. 155, I, *b*) ; les cavités des cellules y apparaissent comme comblées, tant les membranes cellulosiques se sont gonflées. Puis tout le tissu attaqué se transforme plus ou moins complètement en un amas gommeux, qui finit par exsuder au dehors.

La gomme apparaît donc, non comme une sécrétion proprement dite, mais comme le produit d'une véritable *dégénérescence cellulaire*, en un mot, d'une *fonte* (p. 199).

2° Dans la *Vigne*, fréquemment atteinte aussi de gommose, la production de la gomme est localisée dans l'assise des *cellules annexes*, qui entoure immédiatement les vaisseaux (fig. 158, I, *b*) ; ces cellules offrent une paroi mince, par rapport à celle des fibres (*c*), qui leur font suite ; leur contenu est abondant, mais pauvre ou même dépourvu d'amidon.

L'apparition première de la gomme est annoncée par un épaississement de nature essentiellement pectique, qui prend naissance dans les ponctuations des cellules annexes, du côté des vaisseaux (fig. 158, II, *f*) ; à mesure qu'il s'accroît et se gonfle (III, *f*), il refoule le corps protoplasmique (*d*) contre la face opposée et fait bientôt lui-même hernie au travers des ponctuations dans la cavité des vaisseaux, sous forme d'un petit bourrelet (III, *h* et IV, *f*), qui s'étale et s'unit aux bourrelets voisins : de la sorte se constituent des plages gommeuses, qui finissent par remplir la cavité vasculaire. Ceux des vaisseaux qui ne sont pas atteints de gommose produisent abondamment des thylles (p. 219, fig. 285, *a*).

La gomme intravasculaire renferme parfois des Bactéries, qui ont pu pénétrer jusque dans les vaisseaux par quelque plaie superficielle de la Vigne ; mais ces Bactéries ne sont pas la cause de la gommose.

L'Ailante, le Cacaoyer, diverses Rosacées, etc., sont quelquefois aussi le siège d'une production de thylles gommeuses, par un mécanisme analogue à celui qui vient d'être décrit pour la Vigne.

9. — Mucilages. — Les mucilages sont des mélanges amorphes complexes, qui se gonflent dans l'eau sans s'y dissoudre entièrement et lui donnent une consistance gélatineuse. Ils sont souvent accompagnés de raphides ou de mâcles d'oxalate de calcium (fig. 174), par exemple dans le bulbe d'Orchis.

En présence de l'alun, du sublimé corrosif, de l'acétate tribasique de plomb, etc., ils se *coagulent*, plus ou moins complètement, selon le genre de mucilage et le réactif employés.

Développement. — Les mucilages prennent naissance de deux manières : 1° tantôt à la face interne de la membrane cellulosique (fig. 163, 165), sous forme de couches stratifiées plus ou moins épaisses (épiderme de la graine de Lin, de la graine des Crucifères) : ils sont alors *intracellulaires* ; 2° tantôt autour de cette même membrane cellulosique, à la surface libre de la plante (fig. 162, II, *a*), ou dans la lamelle moyenne (fig. 167, *a*), qui peut acquérir de ce fait une grande épaisseur : ce sont alors, selon le cas, des mucilages *superficiels*, ou

intercellulaires (thalle du Fucus vésiculeux, gaine gélatineuse externe de diverses Algues (*Nostocs*, fig. 40...)].

Dans certaines Algues, la gaine mucilagineuse paraît résulter d'une exsudation, et non d'une simple transformation de la couche limitante de la membrane. Chez les Zygnèmes, par exemple, petites Algues vertes, pourvues de corps chlorophylliens étoilés (fig. 162, I, *a*), elle comprend une substance hyaline peu réfringente (fig. 162, II, *a*), dans laquelle se

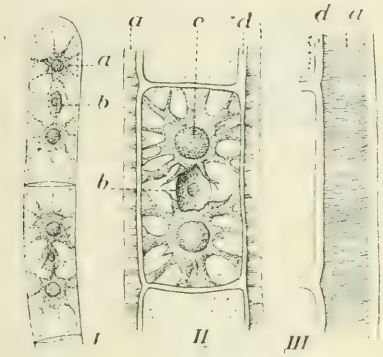


Fig. 162.

Fig. 163.

Fig. 162. — Zygnème (*Zygnema cruciatum*). — I, filament de l'Algue ; *a*, chloroleucite étoilé ; *b*, noyau (gr. : 250). — II, cellule grossie ; *a*, couche mucilagineuse superficielle ; *c*, pyrénoïde du chloroleucite ; *d*, membrane cellulosique. — III, membrane grossie ; on voit les stries du mucilage (*a*) (Pfeffer).

Fig. 163. — Cellules épid. jeunes du tégument séminal de *Æthionema heterocarpum* (Crucifère). — 1, cellule jeune ; *a*, noyau contre la membrane. — 2, *b*, membrane ; *c*, début de la couche de mucilage. — 3, *d*, couche mucilagineuse plus épaisse, formant calotte au noyau, de plus en plus refoulé. On voit, dans le protoplasme, des granules amylacés, qui disparaissent, à mesure que le mucilage comble la cellule (d'Arbaumont).

trouvent inclus, perpendiculairement à la membrane cellulosique, des bâtonnets plus denses (III, *a*), plus avides de colorants (violet de méthyle...) et d'ailleurs isolables par l'ébullition, qui provoque leur expulsion du reste de la gelée.

Aux mucilages intercellulaires appartient la *gélose* ou *agar-agar*, extraite notamment du *Gelidium spiriforme*, Floridée de la mer des Indes. Ce mucilage se dissout dans l'eau en l'épaississant : à la dose de 20 grammes par litre, il forme une gelée ferme, fusible seulement à 40° et employée comme substratum dans la culture des Bactéries (voy. *Bactériacées*).

Mucilage de la graine de Lin. — C'est à l'approche de la maturité que les couches mucilagineuses commencent à se déposer contre les mem-

branes épidermiques du tégument séminal, mais seulement contre la face externe de chaque cellule (fig. 165, *b*), celle qui confine à la cuticule (*a*), et contre les faces latérales jusqu'au voisinage de leur jonction avec la face interne (fig. 165, *d*). A partir de la zone de confluence des diverses calottes de mucilage, la membrane reste mince (*f*), et de plus, dans toute cette région interne, elle est subérifiée.

Ordinairement, le mucilage remplit presque complètement la cavité

Fig. 164.

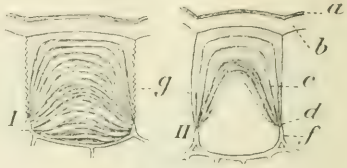


Fig. 165.

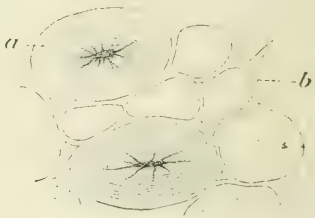


Fig. 166.

Fig. 164. — *a*, Lin cultivé (0m 50) ; *b*, fruit avec calice persistant ; *c*, graine.

Fig. 165. — Epiderme du tégument de la graine de Lin. — I, après ; II, avant le gonflement. — *a*, cuticule, *b*, membrane cellulosique ; *g*, cloisons radiales cellulosiques ; *c*, couches apposées de mucilage, attachées en *d* ; *f*, cloison subérifiée (Mangin).

Fig. 166. — *a*, cellules à mucilage de la Mauve (*Malva oxyacanthoïdes*) ; *b*, parenchyme normal (Dumont).

cellulaire (fig. 165, II), et le contenu primitif, s'il n'a pas disparu, se trouve réduit à un mince revêtement sur la couche mucilagineuse la plus intérieure. C'est qu'en effet la sécrétion du mucilage est étroitement liée à la résorption du corps protoplasmique, et par là elle rappelle la sécrétion de l'huile essentielle par fonte dans le péricarpe des Citronniers (p. 198).

Dans l'épiderme des graines de Crucifères (Moutarde, Colza, Æthionème, fig. 163), c'est de même par *apposition* de couches concentriques que naît le mucilage ; on remarque ici que le noyau (*a*) se trouve placé contre la membrane, au point même où apparaît d'abord le mucilage.

On observe parfois que le mucilage est limité intérieurement par une pellicule cellulosique, ou même que les couches mucilagineuses alternent régulièrement avec des lamelles de cellulose (feuille du Barosma).

Gonflement. — Si l'on abandonne des graines de Lin dans l'eau, le mucilage se gonfle vite, en absorbant le liquide (fig. 165, I), et distend les cellules épidermiques, au point que la membrane cutinisée se déchire : les graines s'agglutinent alors les unes aux autres en un amas gélatineux.

Pour suivre le gonflement dans une coupe au microscope, on se sert, non d'eau pure, mais de sirop de sucre, qui modère l'absorption de l'eau. On voit alors que ce sont les couches les plus extérieures qui se liquéfient les premières : par leur grande affinité pour les colorants basiques (bleu de méthylène, rouge de ruthénium), elles témoignent d'une plus forte teneur en principes pectiques que les couches les plus intérieures.

L'hétérogénéité de ce mucilage est, du reste, attestée encore par les sucres qui proviennent de son hydrolyse. Si en effet l'on soumet le mucilage, préalablement purifié par filtration, à l'ébullition avec de l'acide sulfurique très étendu, pendant plusieurs heures, et qu'ensuite on traite la liqueur filtrée par l'acétate de phénylhydrazine (p. 120), on obtient un mélange cristallin d'au moins trois osazones, notamment la glucosazone et l'arabinosazone, correspondant à autant de sucres.

Diverses familles, comme les Malvacées (Guimauve, Mauve, fig. 166, *a*) et les Tiliacées (Tilleul), plantes émollientes, puis les Cactées (Opuntia), élaborent du mucilage, non seulement dans l'épiderme, mais encore et parfois exclusivement dans la profondeur de leur corps, par exemple dans la moelle.

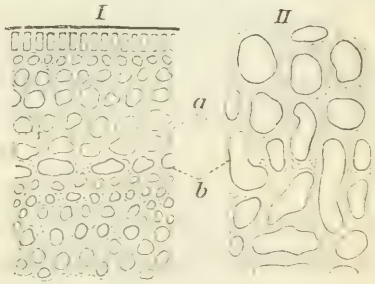


Fig. 167. — I, coupe transv. du thalle du Fucus vésiculeux. — II, partie grossie : *b*, membrane ou lame cellulosique interne ; *a*, couche unissante (lame moyenne), gélifiée et gonflée.

Rôle. — En règle générale, les mucilages paraissent servir dans les organes végétatifs à accumuler l'eau dans les cellules qui les renferment : peut-être celui de l'épiderme des graines (Lin, Coing) joue-t-il un rôle analogue pendant la germination. Jamais ces produits ne sont l'objet d'une résorption complète, qui permettrait de les considérer comme des réserves nutritives : on a observé toutefois, dans le Tilleul, qu'au moment de la floraison les couches mucilagineuses les plus intérieures de chaque cellule disparaissent.

Mucilage de l'Astragale adragante. — Ce mucilage, nommé encore *gomme adragante*, très employé en pharmacie pour lier les émulsions

d'amandes douces (*lochs*), est élaboré par divers Astragales (Légumineuses), et accumulé principalement dans la moelle et les rayons médullaires de la tige. Il exsude au travers de l'écorce et se concrète à la surface, sous forme de petites plaques cornées d'un blanc grisâtre (adragante *en plaques*) ou encore de filaments (adragante *vermiculée*).

Essentiellement formée de principes pectiques (p. 131), l'adragante renferme en outre, comme impuretés, de la cellulose, des grains d'amidon, etc. Ce mucilage naît à la manière des gommes dans les Acaciers.

Par l'hydrolyse, l'adragante donne un glucose, et, comme les gommes, elle se convertit par oxydation en acide mucique, puis en acide oxalique.

Composition chimique des mucilages. — La grande majorité des mucilages consistent surtout en principes pectiques (Malvacées, Tiliacées, diverses Algues, adragante) : ces *mucilages pectiques* ne bleuissent pas par le chlorure de zinc ou de calcium iodés (sauf quelquefois la pellicule interne).

Un petit nombre d'autres, ordinairement épidermiques, renferment de la cellulose en mélange avec les principes pectiques. Parmi ces *mucilages celluloso-pectiques* se rangent ceux des graines de Coing, ceux des Crucifères, etc., qui, en effet, bleuissent par le chlorure de zinc iodé.

Le mucilage de la graine de Lin, de nature essentiellement pectique, se rattache pourtant au groupe celluloso-pectique, malgré le défaut de bleuissement, à cause de son affinité pour les colorants acides.

II. — CORPS GRAS

Définition. — Les corps gras végétaux sont de deux sortes : les *huiles* et les *beurres*. Ils consistent en un mélange, en proportions variables, d'*éthers de la glycérine*.

Les huiles, liquides à la température ordinaire, se congèlent vers 0° (huile d'Olive, de Ricin) ou à une température plus basse encore [huiles d'amandes douces (— 21°), de noisettes].

Les beurres offrent la consistance des graisses animales et exigent au moins 30° pour fondre. Un des plus importants est le beurre de cacao, extrait de la graine du Théobrome Cacao ou Cacaoyer.

Les corps gras constituent des *réserves nutritives*, destinées à être réassimilées par les organes qui les contiennent, au cours de leurs développements ultérieurs (germination des graines oléagineuses). Dans quelques cas, cependant, ils res-

tent inutilisés et représentent alors en fait des *produits d'excrétion*, comme dans le péricarpe de l'olive et de divers autres fruits (Cornouiller, certains Palmiers).

Pour reconnaître les corps gras au microscope, on traite les préparations par la *teinture d'Orcanette* (*Alkanna tinctoria*: Borraginée) : ce réactif les colore en rouge violacé. Les vapeurs d'acide chlorhydrique communiquent à l'huile une teinte jaune orangé ; l'acide osmique, une teinte brune ou noire.

1. — Huiles grasses. — Les huiles sont surtout répandues dans les graines, soit dans les cotylédons (Amandier, Arachide, Noyer, Colza...), soit dans l'albumen (Ricin, Croton, Pavot), et elles représentent dans ces deux cas une réserve nutritive fondamentale. Le péricarpe de certains fruits est de même oléagineux ; celui de l'olive, riche en mannite dans le jeune âge, se gorge d'huile pendant la maturation, à mesure que la mannite disparaît ; celui de l'Eléide de Guinée (Palmier à huile) fournit l'huile de palme.

Les huiles s'extraient directement par expression des tissus qui les renferment et par filtration du produit obtenu.

Développement. — La formation de l'huile grasse au sein

Fig. 168. — Elaioplastes. — A, cellule de Jongermanne (Hépatique) ; *a*, couche protoplasmique pariétale ; *b*, corps chlorophylliens ; *c*, élaioplastes. — B, Vanillier (*Vanilla planifolia*) ; *c*, élaioplaste de la feuille jeune ; *c'*, élaioplaste en régression de la feuille adulte avec gouttelette oléagineuse exsudée ; *b*, corps chlorophylliens ; *d*, noyau (Wakker).

du protoplasme, encore insuffisamment connue, s'effectue suivant deux modes.

1° D'ordinaire, les gouttelettes oléagineuses prennent naissance et s'accroissent *dans la substance même du réseau protoplasmique* (fig. 169, *d*). Lorsque la fine pellicule albuminoïde qui les contient vient à se rompre, elles se répandent dans le suc des vacuoles et s'y fusionnent en gouttes plus volumi-

neuses, ce qui a lieu notamment lors de la préparation des coupes, destinées à l'observation microscopique (Ricin). L'huile forme donc, en règle générale, comme une *émulsion* dans le protoplasme.

2° Dans un petit nombre de cas, l'huile est élaborée par des corpuscules albuminoïdes spéciaux, différenciés dans le protoplasme, et nommés *éléoplastes* ou *éléoleucites* (fig. 168, A, *c*) : toutefois, elle n'y existe généralement pas à l'état de gouttelettes apparentes ; elle imprègne simplement leur substance.

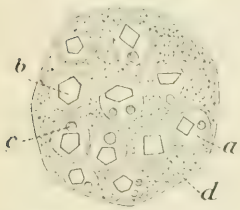


Fig. 169. — Cellule d'albumen de Ricin, en voie de développement. — *a*, vésicules à suc albumineux, futurs grains d'aleurone ; *b*, cristalloïde ; *c*, globoïde ; *d*, protoplasme avec huile émulsionnée (gr. : 800).

On observe des éléoplastes (fig. 168, B, *c*) dans l'épiderme de la feuille du Vanillier (*Vanilla planifolia*), ainsi que dans le voile de ses jeunes racines; chaque cellule n'en renferme qu'un seul, à contour irrégulier, parfois plus gros que le noyau. L'acide picrique ou la chaleur provoquent l'expulsion de l'huile sous forme de gouttelettes, qui restent adhérentes à l'éléoplaste (*c'*).

On peut citer encore les éléoplastes des feuilles d'Agave; ceux de l'épiderme du périanthe de l'Ornithogale en ombelle, disposés par groupes auprès du noyau et renfermant plusieurs gouttelettes oléagineuses, qui se fusionnent de même par la chaleur.

Remarquons qu'en aucun cas ces corpuscules protéiques épidermiques, d'ailleurs exceptionnels, ne produisent une abondante réserve d'huile, comparable à celle des graines ; en outre, ceux de la feuille du Vanillier disparaissent entièrement dans la plante adulte.

On a vu que des gouttelettes oléagineuses peuvent prendre naissance aussi dans les corps chlorophylliens, à la manière des granules amylacés.

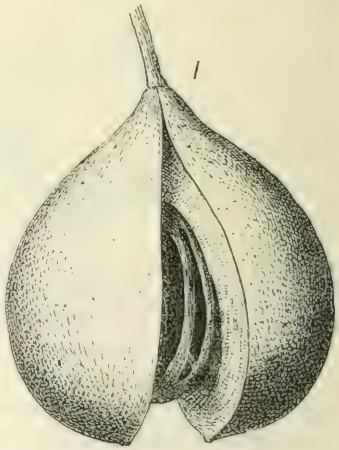


Fig. 170. — Fruit (baie déhiscente) et graine unique (avec arillode rouge) du Muscadier (grand. nat.).

2. — Beurres. — Les beurres végétaux s'extraient par expression à chaud des tissus qui les contiennent.

Les principaux sont : le *beurre de muscade*, d'un rouge brun, très odorant, contenu dans l'albumen de la graine du

Muscadier (*Myristica fragrans*) (fig. 170) ; il renferme de la *myristine*, composé d'acide myristique et de glycérine, que l'on retrouve aussi dans le blanc de Baleine ; le *beurre de Cacao*, blanc, extrait de l'embryon du Théobrome (Cacaoyer) ; le *beurre de coco*, blanc également, abondant dans l'albumen du Cocotier (Palmier) ; le *beurre de Laurier*, de couleur verte, élaboré par les baies du laurier d'Apollon (*Laurus nobilis*), où il est accompagné d'une huile essentielle très aromatique.

Aux beurres se rattachent aussi quelques produits qualifiés de *cires*, mais improprement, puisqu'ils fournissent de la glycérine par saponification. Telle est la *cire du Japon*, formée de palmitine, d'acide palmitique, etc., qu'on retire du fruit d'un Sumac (*Rhus succedanea*).

Quant aux cires proprement dites (p. 30), elles renferment bien, comme les beurres, des acides gras ; mais ces acides sont unis à des alcools (*a. myricique*...), autres que la glycérine.

Propriétés des corps gras. — Insolubles dans l'eau, les corps gras se dissolvent dans l'éther, la benzine, le sulfure de carbone ; l'alcool ne dissout entièrement que l'huile de Ricin. Ils sont pauvres en oxygène, relativement aux hydrocarbonés.

Les corps gras représentent des *éthers neutres de la glycérine*, c'est-à-dire des combinaisons d'acides organiques variables, dits *acides gras*, tous *monovalents*, de formule $C^nH^{2n}O^2$, avec un *alcool trivalent* constant, la glycérine ($C^3H^8O^3$).

Les principaux *corps gras simples* ou *principes immédiats gras*, qui, mêlés en proportions diverses, constituent les huiles et les beurres naturels, sont : la *margarine* ou *palmitine*, la *stéarine*, l'*oléine*, la *laurine* (du beurre de Laurier), la *myristine* (du beurre de Muscadier). Les acides qui entrent dans leur constitution sont respectivement : l'acide margarique ($C^{17}H^{34}O^2$) ; l'acide stéarique ($C^{18}H^{36}O^2$) ; l'acide oléique ($C^{18}H^{34}O^2$), *distinct de la série des acides gras* ; l'acide laurique ($C^{12}H^{24}O^2$) et l'acide myristique ($C^{14}H^{28}O^2$).

La stéarine et la margarine, qui sont solides, dominent dans les beurres ; l'oléine, dans les huiles.

Saponification. — Les corps gras étant neutres, la stéarine, par exemple, résulte de la combinaison de trois molécules d'acide stéarique et d'une molécule de glycérine, avec élimination de trois molécules d'eau :

$$\underset{\text{Acide stéarique}}{3\,C^{18}H^{36}O^2} + \underset{\text{Glycérine}}{C^3H^5(OH)^3} = \underset{\substack{\text{Stéarine}\\ \text{(tristéarate de glycérile)}}}{(C^{18}H^{35}O^2)^3C^3H^5} + \underset{\text{Eau.}}{3\,H^2O}.$$

En présence des alcalis à chaud, les corps gras se résolvent en leurs deux principes générateurs ; à mesure qu'il est isolé, l'acide gras s'unit à l'alcali, et il se constitue ainsi un savon soluble (stéarate de sodium...). De là le nom de *saponification*, donné au phénomène :

$$\underset{\text{Stéarine}}{(C^{18}H^{35}O^2)^3C^3H^5} + \underset{\text{Soude}}{3\,NaOH} = \underset{\text{Stéarate de sodium}}{(C^{18}H^{35}O^2)^3Na^3} + \underset{\text{Glycérine.}}{C^3H^5(OH)^3}.$$

La vapeur d'eau surchauffée sépare purement et simplement l'acide gras insoluble de la glycérine, qui, elle, se dissout dans l'eau :

$$\underset{\text{Stéarine}}{(C^{18}H^{35}O^2)^3C^3H^5} + \underset{\text{Eau}}{3H^2O} = \underset{\text{Acide stéarique}}{(C^{18}H^{35}O^2)H^3} + \underset{\text{Glycérine.}}{C^3H^5(OH)^3}.$$

Digestion des corps gras. — Lors de leur utilisation par la plante, les corps gras de réserve subissent une hydratation, analogue à la précédente, grâce à l'intervention d'un principe diastasique, la *saponase ;* les produits de décomposition passent ensuite par d'autres transformations, qui les amènent à l'état assimilable. Toutefois, si des acides gras prennent effectivement naissance dans cette décomposition, on n'a pu encore reconnaître la présence de la glycérine.

Le simple séjour de poudre de graines oléagineuses dans l'eau, pendant vingt-quatre heures, à la température de 15 à 20°, suffit à y accroître la proportion d'acides gras, par suite du commencement de germination survenu. Au contraire, on ne constate aucune différence, lorsque le mélange est préalablement porté à l'ébullition, ce qui tue les cellules.

Pour déceler directement la *production d'acides gras par action diastasique*, on émulsionne une petite quantité de saponase (ou émulsine) dans de l'huile pure, entièrement privée d'acides gras libres et par suite neutre, et l'on additionne le tout de quelques gouttes d'une solution rose de *phénolphtaléine*. Cet indicateur fort sensible se décolore en présence de traces d'acides libres et reprend sa teinte rose ou violacée, dès qu'on vient à neutraliser la liqueur.

Pendant la *germination des graines oléagineuses* (Ricin...), la proportion d'acides gras, dosables par l'eau de baryte, augmente peu à peu ; mais il n'y a pas mise en liberté de glycérine comme dans la saponification chimique, sans doute parce que, à mesure qu'elle est engendrée, la glycérine s'unit dans la plantule à des principes azotés, en vue de la constitution d'albuminoïdes protoplasmiques, ou encore parce qu'elle est susceptible, par fixation d'oxygène, de se convertir en amidon. Précisément, les plantules issues de graines oléagi-

neuses, graines dépourvues de réserve amylacée, sont particulièrement riches en amidon transitoire (voy. *Germination*).

Divers Champignons, notamment certaines Moisissures (Aspergille, Pénicille), peuvent végéter et fructifier dans des solutions nutritives minérales (voy. *Aliment*), auxquelles on n'ajoute que de l'huile comme aliment carboné, ou même directement dans l'huile. Dans ces cas, comme chez les plantes supérieures, il se produit des acides gras, préalablement à l'absorption de l'huile.

Autres ferments saponifiants. — Rappelons ici que les diastases, qui agissent normalement sur des glucosides, peuvent étendre leur action dédoublante aux corps gras : c'est le cas pour l'émulsine et la myrosine (p. 93). Et inversement, des ferments saponifiants peuvent dédoubler des glucosides : la saponase des graines du Pavot somnifère (*Papaver somniferum*), par exemple, transforme l'amygdaline en glucose, acide cyanhydrique et hydrure de benzoïle, exactement comme l'émulsine, diastase des graines de l'Amandier doux et amer.

III. — ACIDES ORGANIQUES

Définition. — Les acides organiques les plus répandus sont de nature ternaire et exempts d'azote, comme les hydrates de carbone et les corps gras. Ce sont : les acides *oxalique*, *malique*, *tartrique* et *citrique*.

On rencontre plus rarement l'*acide formique* (poils de l'Ortie, fig. 171), l'*acide gallique* (fleurs de l'Arnica...), l'*acide benzoïque* et l'*acide cinnamique* ; ces deux derniers accompagnent l'oléorésine dans les *baumes* (p. 153).

Les acides organiques existent, tantôt libres dans le suc cellulaire, tantôt en combinaison saline : le plus ordinairement, sous les deux formes à la fois.

Un réactif très sensible des acides est la *phénolphtaléine*, réactif rouge ou rose, selon sa concentration, et qui se décolore en présence de traces d'acides (p. 142).

1. — Acide oxalique. — Cet acide ($C^2O^4H^2$), extrêmement répandu dans les végétaux, existe, tantôt à l'état libre, tantôt sous forme d'*oxalates*, les uns solubles (oxalate acide ou neutre de potassium), les autres insolubles (oxalate neutre de calcium cristallisé).

Les feuilles d'Oseille, par exemple, renferment à la fois de

l'acide oxalique et de l'oxalate acide de potassium (C^2O^4HK, sel d'Oseille) ; les graines de Lupin, de l'acide oxalique et de l'acide citrique libres, ainsi que de l'oxalate de calcium, *maintenu en dissolution* à la faveur de ces acides.

Oxalate de calcium cristallisé. — Les cristaux insolubles dans l'eau qu'offre à considérer une plante sont presque toujours des cristaux d'oxalate de calcium.

Fig. 171. — *a*, poil urticant d'Ortie ; *b*, émergence qui lui sert de support (gr. : 80).

Ils se constituent le plus ordinairement dans le suc de vésicules protoplasmiques spéciales (fig. 176, V et 181), parfois aussi dans l'épaisseur même des membranes (fig. 175 et 56).

Tantôt leur forme cristalline est nette (fig. 172), tantôt ils ne se présentent que sous la forme de fines granulations (fig. 131, *f*), sorte de sable vaguement cristallin, qui parfois remplit entièrement les cellules (Pomme de terre, Gentianées...).

En règle générale, chez les Phanérogames, les cristaux sont *localisés* dans des cellules spéciales, dites *cellules oxalifères*, que renferment d'ordinaire les divers membres de la plante. Chez les Cryptogames, au contraire, notamment les Fougères, l'oxalate de calcium est fréquemment *diffus*, c'est-à-dire répandu dans toutes les cellules d'un tissu, et alors il se concrète, soit sous la forme sableuse (Acrostic), soit sous forme de cristaux bien développés (Asplénium, Scolopendre).

Cristallisation. — Selon les conditions de milieu, l'oxalate de calcium cristallise dans deux systèmes différents, savoir : le système monoclinique ou clinorhombique (fig. 172, *5* et fig. 20), et le système quadratique (fig. 172, *1* à *4*). Les cristaux monocliniques n'ont qu'une seule molécule d'eau de cristallisation ; les cristaux quadratiques en renferment trois.

Le *degré d'acidité* du suc a une influence sur la forme des cristaux. Ainsi, lorsqu'on traite de l'oxalate de calcium en excès par l'acide chlorhydrique de densité inférieure à 1, et qu'ensuite on évapore la dissolution, on obtient constamment, après refroidissement de l'oxalate, monoclinique ; si, au contraire, c'est l'acide qui est en excès, ce sont des octaèdres à base carrée ou autres formes quadratiques qui se constituent.

La *consistance* du suc cellulaire intervient aussi dans le mode de cristallisation. Dans un suc épaissi par des principes gommeux (fig. 20 et 174), c'est d'ordinaire l'oxalate monoclinique, à une seule molécule d'eau, qui prend naissance ; toutefois, il y a aussi des exemples d'oxalate quadratique dans ces conditions. Dans les sucs très aqueux, l'oxalate est au contraire presque toujours quadratique.

Formes intracellulaires. — Dans les cellules, les cristaux d'oxalate de calcium sont, tantôt isolés, tantôt associés.

a) Les *cristaux isolés* quadratiques sont généralement des

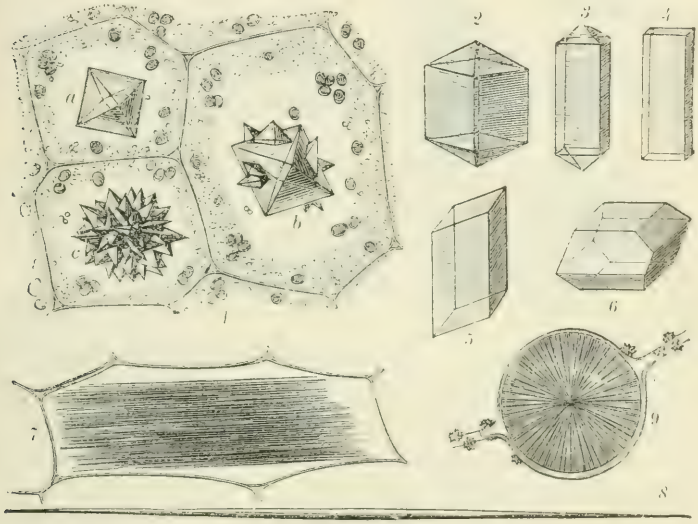


Fig. 172. — Oxalate de calcium : formes principales (gr. : 400). — 1, parenchyme du pétiole du Bégonia (*B. manicata*) ; *a*, octaèdre simple, dans le suc ; *b*, octaèdre avec pointements d'octaèdres plus petits ; *c*, mâcle ou oursin ; 2, 3, prisme quadratique avec pointements d'octaèdre de la feuille d'Ail (*Allium Cepa*) ; 4, prisme isolé ; 5, prisme oblique de la feuille du Marronnier (*Æsculus Hippocastanum*) ; 6, forme dérivée de 5 ; 7, faisceau de raphides de la feuille d'Aloès (*Aloe socotrina*) ; 8, raphide isolée ; 9, sphérocristal d'un filament mycélien du Phalle (*Phallus caninus*, Champignon basidiomycète) et petits oursins.

octaèdres à base carrée (feuilles de Bégonia, fig. 172, *1*, *a*), qui laissent reconnaître au premier coup d'œil leur système cristallin; quelquefois même on observe le *prisme fondamental* (feuilles d'Ail, *2-4*).

Ceux de l'espèce monoclinique se présentent en *prismes* (fig. 172, *5*, *6*) d'ordinaire tronqués sur les angles ou les arêtes (feuilles du Citronnier), souvent aussi en *tablettes rhomboïdales* (fig. 20), ou encore en *aiguilles* (fig. 174).

b) Les *cristaux associés*, nommés *mâcles*, sont doubles ou multiples. Dans le premier cas, les deux cristaux sont, tantôt croisés (fig. 173, *b*), tantôt simplement accolés avec *hémitropie* ou retournement de l'un des cristaux, ce qui donne lieu à des angles rentrants (fig. 173, *a*, *c*). Dans le second cas, celui où les cristaux assemblés sont nombreux, les mâcles, alors plus spécialement nommées *druses* (fig. 172, *1*), offrent une forme

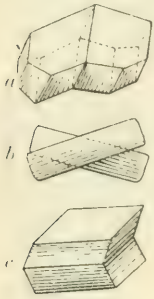


Fig. 173.

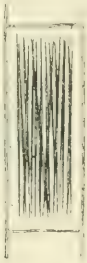


Fig. 174.

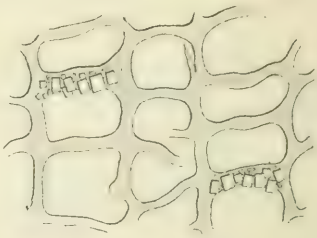


Fig. 175.

Fig. 173. — Macles d'oxalate de calcium (Légumineuses) (gr. : 700).

Fig. 174. — Cellule à suc gommeux, avec raphides d'oxalate de calcium (Aloès) (gr. : 300).

Fig. 175. — Coupe transversale de tige (région libérienne) de *Cephalotaxus Fortunei*, avec membranes oxalifères (gr. : 500) (Solms-Laubach).

globuleuse : leur surface est hérissée de pointements, qui correspondent aux extrémités libres des prismes rayonnants associés (moelle du Ricin, fig. 181, *f* : feuille du Marronnier, fig. 516), d'où leur autre nom d'*oursins* d'oxalate de calcium. D'ordinaire, il ne se constitue qu'une seule mâcle par cellule.

Quand les cristaux associés sont des prismes étroits, aiguillés, groupés radialement autour d'un centre commun, de façon à constituer un sphéroïde serré, à surface unie, mais dont la structure radiée reste visible par transparence, l'ensemble est qualifié de *sphérocristal* (fig. 172, *9*).

Les aiguilles d'oxalate de calcium peuvent aussi être associées *côte à côte* en faisceaux, qui s'étendent parfois d'une extrémité de la cellule à l'autre : ce sont alors des *raphides* (fig. 172, *7*).

Les raphides sont fréquentes chez les Liliacées et autres Monocotylédones, par exemple dans l'Aloès et dans l'Ail, où elles sont noyées dans un suc mucilagineux (fig. 174 et 459). C'est aussi à des raphides que la pellicule de certains raisins doit de grincer sous la dent.

On reconnaît microchimiquement l'oxalate de calcium à son insolubilité complète dans l'eau et dans l'acide acétique et à sa solubilité dans l'acide chlorhydrique.

L'acide sulfurique pur donne lieu à de petites aiguilles de sulfate de calcium ou gypse (fig. 195, *f*), qui couvrent rapidement l'oxalate et lui forment un revêtement hérissé.

Origine de l'acide oxalique. — La production de l'acide oxalique est liée, tantôt à l'*activité normale* de la cellule, tantôt à sa *dégénérescence*.

1° Dans le premier cas, l'acide oxalique, ainsi que les autres acides organiques, prennent naissance aux foyers de croissance, comme

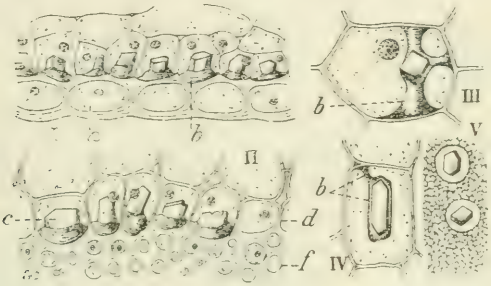


Fig. 176 à 180. — I, feuille de Trèfle (*Trifolium Lupinaster*) (gr. : 225) ; *a*, épiderme inférieur ; *b*, oxalate de calcium avec sac cellulosique. — II, feuille de *Trifol. elegans* ; *d*, endoderme oxalifère ; *c*, oxalate avec sac cellulosique ; *f*, péricycle sclérifié (gr. : 450). — III, cellule oxalifère de la gaine d'*Anthyllis vulneraria* ; *b*, sac, à attaches multiples, du cristal (gr. : 225) ; IV, cell. oxalifère du limbe de *Psoralea plicata* ; *b*, sac cellulosique complet (gr. : 540) (Vuillemin). — V, réseau protoplasmique avec deux vésicules oxalifères.

produits accessoires de la synthèse des matières protoplasmiques (nucléine...), laquelle s'effectue aux dépens des amides (asparagine...) et des hydrates de carbone.

C'est notamment le cas dans l'albumen ou dans les cotylédons des graines en voie de maturation (Lupin jaune, fig. 196, *b*) pendant la formation des réserves protéiques (aleurone) ; du reste, nombre de grains d'aleurone (Ombellifères...) sont occupés par une mâcle d'oxalate de calcium (fig. 111, *f*). Les cristaux des feuilles (Marronnier, fig. 516), ceux des écailles des bourgeons de divers arbres (Aubépine, Symphoricarpe) ont une origine analogue.

2° L'oxalate de calcium apparaît aussi très fréquemment dans les cellules dont la membrane s'épaissit et se lignifie, ou se charge de mucilage : le contenu protoplasmique éprouve alors une décomposition lente, une sorte de fonte, au cours de laquelle la membrane s'incruste de lignine ou se revêt du dépôt mucilagineux, en même temps que se constitue le cristal. C'est ce qu'on observe, par exemple, dans le fruit des Papilionacées (Pois, Cytise), lors de la différenciation de la couche interne fibreuse et parcheminée de sa paroi (voy. *Fruit*).

On constate parfois que la vésicule, dans laquelle prend naissance le cristal, s'incruste de cellulose (fig. 176, IV, *b*) après quoi, le sac cellulo-

sique ainsi formé s'épaissit, soit d'un côté seulement (I, II), soit de plusieurs côtés (III), jusqu'à venir prendre le contact de la membrane cellulaire, avec laquelle il fait désormais corps (diverses Légumineuses).

Rappelons ici que la décomposition chimique du blanc d'œuf par la baryte à chaud (hydratation) donne lieu, elle aussi, à des acides organiques (acide oxalique, acétique, carbonique).

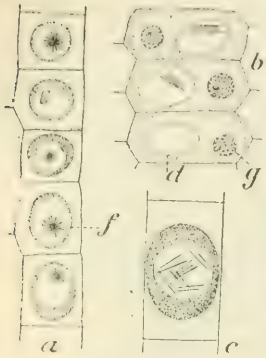


Fig. 181 à 183. — Naissance de l'oxalate de calcium. — *a*, sommet de tige (coupe longit.) de Ricin ; *f*, oxalate dans le suc de la vésicule ; le protoplasme a été plasmolysé par une solution de nitre à 10 p. 100 ; *c*, cellule plasmolysée de tige de Mésembryanthème, avec raphides dans la large vésicule centrale ; *b*, cellules (non plasmolysées) de la racine du Vanillier (*V. planifolia*), coupe longitudinale ; *g*, noyau ; *d*, vésicule non encore pourvue d'oxalate (Wakker).

Rôle physiologique de l'acide oxalique. — L'expérience montre que l'acide oxalique, même en dissolution très étendue, constitue un poison pour l'organisme végétal qui l'absorbe.

Seuls, les Champignons inférieurs résistent à son action.

L'oxalate de potassium en solution aqueuse au cinquantième exerce déjà un effet destructeur très marqué, puisque des Spirogyres qui y végètent commencent à s'altérer au bout de cinq minutes. Dans une solution d'acide oxalique au millionième, ces mêmes Algues sont lésées au bout de cinq jours, comme l'atteste l'aspect de leurs rubans chlorophylliens.

On est porté à admettre, d'après cela, que, dans les plantes riches en acide oxalique libre (Lupin) ou en oxalates dissous (Oseille), ces substances sont empêchées d'exercer leur action nocive sur le protoplasme et le noyau, grâce à l'imperméabilité de la membrane de la vésicule qui les renferme. Elles n'ont vraisemblablement pas d'autre rôle, en fait, que celui de protéger la plante contre les atteintes des animaux herbivores : les Limaces, par exemple, mangent bien l'Oseille préalablement broyée et lavée ; mais elles n'y touchent pas, lorsqu'elle est fraîche.

D'après ce qui précède, l'un des rôles de la chaux consisterait à immobiliser l'acide oxalique à l'état d'oxalate insoluble, au fur et à mesure que ce principe toxique se constitue.

Sauf de très rares exceptions, les cristaux, une fois formés, subsistent indéfiniment dans la plante, sans éprouver aucune altération : ils représentent donc un *produit d'excrétion*.

2. — Acide malique. — L'acide malique ($C^4H^6O^5$) existe dans divers fruits, notamment dans les pommes (*Malus*), dans les groseilles, les fraises, les baies du Sorbier, et il s'y trouve en partie à l'état libre, en partie à l'état de malate de calcium.

Fig. 184. — Joubarbe (Crassulacée), plante riche en acide malique (gr. nat.).

Citons en outre la tige et les feuilles charnues des Cactées (Opuntia), celles des Crassulacées (Joubarbe) et autres plantes grasses : chez elles, la production des acides malique et citrique est nettement liée à l'assimilation qui s'effectue dans les parenchymes verts.

La proportion de ces acides est faible dans une jeune feuille de Joubarbe (fig. 184) et augmente dans les feuilles plus âgées jusqu'à leur plein épanouissement ; elle diminue ensuite dans les feuilles plus inférieures, qui entrent en dégénérescence.

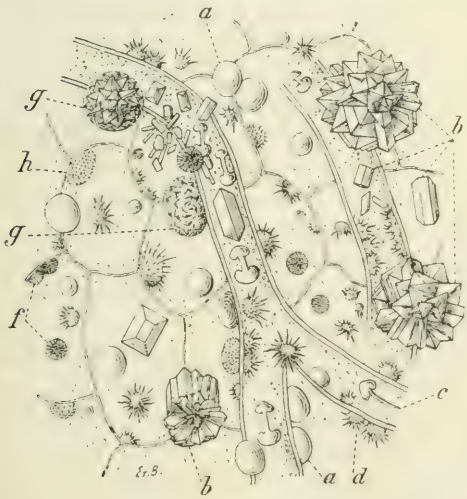


Fig. 185. — Parenchyme d'Euphorbe cérulescente (*Euphorbia cærulescens*), après séjour prolongé dans l'alcool. — *b*, malate neutre de calcium ; *d*, *f*, sphéroïdes plus ou moins nettement cristallins de malophosphate de calcium ; *a*, sphéroïdes encore amorphes du même sel ; *h*, *id.*, avec indice de cristallisation ; *g*, *id.*, avec cristallisation lente plus nette ; *c*, grains d'amidon des laticifères (gr. : 120).

C'est pendant la nuit que les acides organiques s'accumulent dans les plantes grasses, par transformation des produits d'assimilation, nés pendant la période antérieure d'éclairement. L'obscurité prolongée entraîne leur résorption.

L'acide malique se présente en *masses cristallines*, formées d'aiguilles microscopiques ; il est fortement déliquescent.

Sa solution est précipitée par l'alcool ; elle *ne trouble pas l'eau de chaux*, contrairement à l'acide tartrique ou citrique, qui, eux, sont précipités, le premier à froid, le second à chaud.

L'acide malique existe assez fréquemment dans le suc *en combinaison avec le phosphate de calcium*, sous la forme soluble de *malophosphate de calcium* (fig. 185, *a*, *d*, *f*) : c'est le cas pour les Euphorbes grasses, les Cactées, le Nolana, le Dahlia et l'Angioptéride (Cryptogame vasculaire). Dans ces plantes, l'acide malique apparaît comme le véhicule du phosphate de calcium, sel par lui-même insoluble ; peut-être compte-t-il au nombre des principes acides exosmosés par la racine et qui sont chargés de solubiliser cet aliment dans le sol (voy. *Digestion*, p. 505).

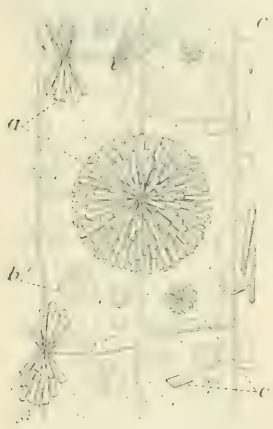


Fig. 186. — Parenchyme du pétiole d'Angioptéride (*Angiopteris erecta*, Cryptog. vascul.), après séjour prolongé dans l'alcool, coupe long. (gr. : 150). — *a*, cristaux réfringents de malate neutre de calcium pur ; *b*, sphéroïdes amorphes ou cristallins de malophosphate de calcium ; *c*, oxalate de calcium monoclinique.

En traitant par l'alcool, à environ 70°, des fragments de pétiole d'Angioptéride ou d'Euphorbes grasses (E. résinifère), on provoque la précipitation du malophosphate de calcium dans les parenchymes sous forme de sphéroïdes amorphes, plus tard aiguillés (fig. 185, *a*, *f*). Il se dépose en outre, à la longue, de gros cristaux réfringents du même sel (*g*), et même du malate de calcium pur (Angioptéride, fig. 186, *a*).

Par réduction, l'acide malique, ainsi du reste que l'acide tartrique, se convertit en *acide succinique* ($C^4H^6O^4$), dont les vapeurs répandent un parfum balsamique et que l'on peut reconnaître directement à l'odeur, en soumettant une petite quantité de ces acides ou de leurs sels à l'action de la partie réductrice de la flamme du gaz, à l'aide d'une lame de platine.

3. — Acide tartrique. — L'acide tartrique ($C^4H^6O^6$), beaucoup moins fréquent et d'ordinaire moins abondant que les acides précédents, est associé à eux presque partout où on le rencontre. Les baies de raisin le renferment en forte proportion, à l'état de bitartrate de potassium ($C^4H^5KO^6$).

On peut reconnaître microchimiquement l'acide tartrique et les tartrates alcalins au moyen du chlorure de calcium, qui les précipite à l'état de bitartrate de calcium : ce dernier sel

se présente, soit en houppes aiguillées, soit en tablettes, soit et surtout en prismes transparents et très réfringents, à nombreuses facettes (fig. 187).

La solution d'acide tartrique est précipitée en blanc par l'eau de chaux : le précipité de tartrate, d'abord amorphe, acquiert ensuite petit à petit l'aspect cristallin.

Contrairement à l'acide malique, l'acide tartrique cristallise nettement en gros prismes clinorhombiques, solubles dans l'eau et dans l'alcool.

4. — Acide citrique. — Cet acide organique ($C^6H^8O^7$) existe, mêlé aux précédents, dans divers fruits (groseilles, framboise, orange, citron) ; c'est du reste du suc du citron, qui en est particulièrement chargé, qu'on le retire d'ordinaire par évaporation. Il cristallise en prismes orthorhombiques.

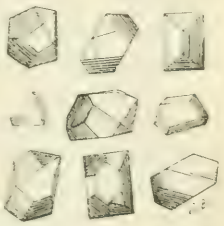


Fig. 187. — Cristaux de bitartrate de calcium (gr. : 80).

L'acide citrique existe aussi dans quelques graines, en particulier dans celles du Lupin blanc, où il est assez abondant pour maintenir en dissolution l'oxalate de calcium.

En neutralisant un extrait aqueux de ces graines par le carbonate de calcium et en évaporant la liqueur filtrée, on obtient, après refroidissement, un précipité abondant de *citrate de calcium* pulvérulent : au microscope, on constate que cette poudre consiste en sphérocristaux finement aiguillés, forme ordinaire de ce sel (fig. 195, *g*). Le citrate de calcium est très peu soluble dans l'eau.

L'eau de chaux précipite la solution d'acide citrique *à l'ébullition*, mais non à froid.

5. — Acide formique. — L'acide formique (CH^2O^2), de la série des acides gras (p. 141), relativement rare dans les plantes, a été décelé, à l'état libre, dans le suc des poils de l'Ortie, ainsi que dans les produits exosmosés par la racine du Passerage cultivé (*Lepidium sativum*), sous forme de formiate de calcium (voy. *Digestion*, p. 505).

Au contact de l'acide formique, le bichlorure de mercure donne un précipité de protochlorure ou *calomel*, insoluble dans l'acide chlorhydrique et qui cristallise en cubes microscopiques ; cette réaction permet de déceler l'acide formique.

Rôle des acides organiques. — Les acides malique, tartrique, citrique, que divers fruits charnus contiennent en si forte proportion, restent dans ces organes sans emploi ultérieur et constituent en fait des *produits d'élimination*, exception faite de la portion de ces acides, qui est soumise aux combustions respiratoires ou transformée en sucres, pendant la maturation des fruits correspondants.

Dans les organes végétatifs, ces mêmes acides représentent, au contraire, des *réserves nutritives*, que la plante consomme au moment du besoin, par exemple lorsqu'elle séjourne d'une manière prolongée à l'obscurité (plantes grasses).

Les acides organiques peuvent naître de la transformation d'hydrates de carbone, aussi bien que de la décomposition de principes albuminoïdes (p. 147) ; mais on ignore encore le mécanisme précis de leur formation.

Ajoutons que les acides organiques ou leurs sels, spécialement les tartrates (tartrate d'ammonium...), constituent d'excellents *aliments carbonés pour certaines plantes sans chlorophylle*, notamment les Moisissures (voy. *Aliment*, p. 482) ; la facilité avec laquelle les Moisissures vertes (Pénicille, Aspergille), par exemple, apparaissent sur des tranches de citron ou d'orange, abandonnées à elles-mêmes, en témoigne.

CHAPITRE III

ESSENCES ET RÉSINES

Définition. — Dans ce groupe de composés organiques, qui ne renferme que des *produits d'excrétion*, on peut distinguer :

1° Les *huiles essentielles* ou essences, formées d'un mélange de carbures d'hydrogène et de produits ternaires oxygénés (essence de Menthe...) ;

2° Les *résines*, le plus souvent associées aux essences, par exemple dans la térébenthine du Pin, et nommées alors *oléo-résines ;*

3° Les *baumes*, produits oléorésineux solides ou liquides, accompagnés d'*acide cinnamique* ($C^9H^8O^2$), comme dans le baume de Tolu, ou d'*acide benzoïque* ($C^7H^6O^2$), comme dans le benjoin, et exhalant d'ordinaire un parfum suave ;

4° Les *gommes-résines*, mélanges de résines et de gommes, dont les plus importants sont : la myrrhe et l'encens, sécrétés par des Térébinthacées, et les gommes-résines des Ombellifères, employées en médecine, par exemple l'asa-fœtida, le galbanum, la gomme-ammoniaque, etc.

Considérons spécialement les essences et les résines.

1. — Essences. — 1° **Caractères.** — Les essences, produits odorants très volatils et inflammables, se présentent dans la cellule végétale sous forme de gouttelettes, d'apparence oléagineuse (fig. 244, *b*), d'où leur autre nom d'*huiles essentielles*.

Tantôt elles subsistent indéfiniment dans les cellules où elles ont pris naissance, comme dans les poils sécréteurs des Labiées (essence de Menthe, de Thym, fig. 190, *d*), ou dans les pétales floraux (essence de rose, de Géranium) ; tantôt elles exsudent au dehors des cellules génératrices et s'accumulent, ordinairement mêlées à des produits résineux, dans des canaux spéciaux, les *canaux sécréteurs*, comme c'est le cas

pour l'oléorésine des Pins et des Sapins (fig. 188), ou encore dans des *poches sécrétrices* (essence de citron, de Rue, fig. 189, IV, *a*).

Une fois élaborées, les essences ne sont plus utilisées par la plante pour sa nutrition; elles apparaissent ainsi comme des *produits d'excrétion*.

Fig. 188. — Canal sécréteur d'Épicéa (*Picea vulgaris*). — *a*, cellules sécrétrices (cercle unique); *b*, parenchyme avec amidon; *c*, térébenthine. En haut, coupe transversale (gr. : 200).

2° **Principales plantes à essences.** — Les familles végétales, qui fournissent à l'industrie le plus d'espèces pourvues d'huiles essentielles, sont : les Labiées (Menthe, Thym, Sauge, Lavande), les Composées (Absinthe, Camomille), les Ombellifères (Cumin, Anis, Angélique), les Conifères (Pin, Sapin), les Aurantiacées (Citronnier).

Dans les Labiées, ce sont non seulement les poils (fig. 190), mais les autres cellules épidermiques, surtout celles de la face supérieure des feuilles, qui produisent l'huile essentielle; dans les Ombellifères, l'épiderme en sécrète pareillement, comme les canaux intérieurs (fig. 246).

L'essence de fleurs d'Oranger naît dans des poches sécrétrices spéciales (fig. 189), ainsi que dans l'épiderme; même l'essence épidermique acquiert plus de finesse.

Ces diverses essences se trouvant *à l'état libre* dans les plantes précitées, il suffit, pour les extraire, de procéder à des distillations.

3° **Essences non préformées.** — Parfois les huiles essentielles ne prennent naissance que lorsque les tissus sont broyés en présence de l'eau, parce qu'alors elles exigent, pour se constituer, la réaction de deux principes localisés dans des cellules distinctes. C'est le cas pour l'*essence d'amandes amères*, que diverses Rosacées (Amandier amer, Prunier,... p. 93) renferment en puissance dans leur graine sous forme d'amygdaline, ainsi que pour l'*essence sulfoazotée* des Crucifères (Moutarde, p. 95).

Remarquons, en outre, que ces essences ne sont pas constituées, comme dans le cas ordinaire, par des carbures d'hydrogène.

4° **Origine des essences.** — Le mécanisme physiologique de la production des essences est peu connu.

On sait seulement que, dans certains cas, notamment dans le péricarpe du Citronnier, de la Rue et autres Rutacées, l'apparition de l'essence est étroitement liée à une transfor-

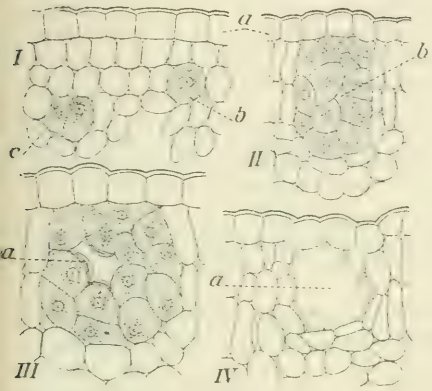


Fig. 189.

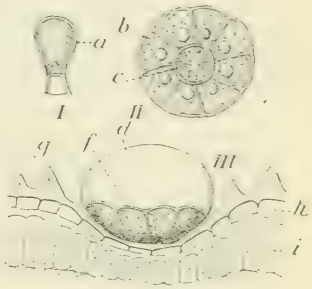


Fig. 190.

Fig. 189. — Développement des poches sécrétrices de la feuille de Rue (*Ruta graveolens*). — I, *a*, épiderme ; *b*, cellule mère d'une poche à essence ; *c*, cellule mère divisée en deux. — II, *b*, ébauche de la cavité schizogène, entourée de nombreuses cellules sécrétrices. — III, *a*, apparition des calottes oléigènes. — IV, *a*, poche presque constituée, avec débris des cellules sécrétrices (Sieck).

Fig. 190. — Glande à essence du Thym (*Thymus vulgaris*). — I, état jeune : *a*, cellule mère ; plus bas, cellule du pied. — II, état adulte, face inférieure ; *b*, cellules sécrétrices ; *c*, cellule du pied. — III, coupe transversale ; *f*, cellules sécrétrices ; *d*, poche à essence ; *g*, cuticule hérissée ; *h*, épiderme ; *i*, parenchyme palissadique (Martinet).

mation des membranes, préalablement gonflées, des cellules (fig. 189, III, *a*) et même à la résorption entière d'éléments cellulaires (IV) : que, chez ces plantes, la sécrétion a lieu, en d'autres termes, par *fonte*.

On a observé, d'autre part, que l'élaboration de certaines essences florales est liée à la décomposition de la chlorophylle, au cours du développement de la fleur (pétales de rose) : du reste, les fleurs à pétales verts sont sans parfum.

Propriétés et composition. — Les essences se dissolvent facilement dans l'alcool et l'éther, très peu dans l'eau. Sur le papier, elles laissent une tache qui rappelle celle des huiles grasses ; mais la chaleur la fait disparaître. La réaction des essences est tantôt acide (essence de Menthe), tantôt neutre (essence de Sauge).

Chimiquement, les essences représentent des mélanges, en proportion variable, de *carbures d'hydrogène*, qui répondent le plus souvent à la

formule $C^{10}H^{16}$, et de *produits ternaires oxygénés*, qui diffèrent avec les essences. L'essence de Carvi (Ombellifère), par exemple, renferme du *carvène* ($C^{10}H^{16}$) et du *carvol* ($C^{10}H^{14}O$); l'essence de Menthe, du *menthène* et du *menthol*, ce dernier composé facilement solidifiable; etc.

Rarement le carbure d'hydrogène existe seul, comme dans l'essence fraîche de citron ($C^{10}H^{16}$).

Quelques essences sont sulfurées (essence d'Ail ou *sulfure d'allyle*) ou même sulfoazotées (essence de Moutarde).

A l'air, toutes les essences s'oxydent et finissent par se résinifier.

En général, les essences, peu nombreuses d'ailleurs, où dominent les principes oxygénés sont plus denses que l'eau. Parmi elles, on remarque : l'essence de girofle, extraite des fleurs du Giroflier des Moluques (Myrtacée); l'essence d'amandes amères et l'essence de Moutarde; enfin l'essence de cannelle, de l'écorce du Cannellier (*Cinnamomum zeilanicum*), en majeure partie formée d'aldéhyde cinnamique (C^9H^8O).

C'est aussi aux principes oxygénés que certaines essences doivent de se congeler très facilement (essence d'Anis) et même de rester solides à la température ordinaire (essence de Menthe concrète ou camphre de Menthe).

Le *camphre* du Laurier Camphrier (*Laurus Camphora*) est un exemple d'essence solide, entièrement formée d'un produit oxygéné ($C^{10}H^{16}O$).

2. — Résines et oléorésines. — Les résines sont le plus souvent associées aux huiles essentielles, dont elles proviennent du reste par oxydation ; ce sont elles qui occasionnent à la longue la résinification des essences à l'air.

Les unes sont sécrétées par la plante à l'état presque pur, comme le mastic du Lentisque (*Pistacia lentiscus*), la résine d'Aloès (fig. 459, III, *b*), la résine copal des *Hymenea* (Légumineuses cæsalpiniées). Les autres, au contraire, se trouvent mêlées à une forte proportion d'essence, ce qui en fait des *oléorésines*.

Le type des oléorésines est la *térébenthine* des Conifères (fig. 188, *c*). Soumise à la distillation, elle donne l'essence de térébenthine et laisse un résidu de résine ou colophane.

Certaines résines sont entièrement solubles dans l'alcool (sandaraque, colophane); d'autres ne s'y dissolvent qu'en partie (mastic : d'autres enfin sont presque insolubles dans ce liquide (copal).

Les unes exsudent naturellement des tissus qui les produisent (larmes de mastic...) : d'autres s'écoulent seulement ou ne s'écoulent complètement qu'à la suite d'incisions pratiquées dans les tissus qui les engendrent (térébenthine du Pin).

Les résines s'amollissent et fondent à une température peu élevée. Ainsi, la chaleur de la bouche suffit à amollir les larmes odoriférantes du mastic, que mâchent les Orientaux.

CHAPITRE IV

SELS MINÉRAUX

Les sels minéraux les plus importants, et aussi les plus répandus dans les végétaux, sont : les nitrates, les phosphates, les sulfates et les chlorures.

État des sels dans la cellule. — D'ordinaire, ils sont simplement en dissolution dans le suc cellulaire. Quelques-uns, normalement insolubles, y sont maintenus en dissolution, *à la faveur des acides organiques libres :* c'est ainsi que diverses plantes renferment du phosphate de calcium à l'état de malophosphate (p. 150), ou du carbonate de calcium à l'état de bicarbonate (feuilles de Mésembryanthème... .

Sels concrétés. — Dans certains cas, les sels minéraux se concrètent, et même *cristallisent* au sein de la cellule.

Diverses Desmidiées (Clostéries, fig. 191), petites Algues unicellulaires de la famille des Conjuguées, renferment, dans leurs deux vésicules terminales (*a*), un suc tellement riche en *sulfate de calcium* (gypse), qu'il abandonne spontanément des cristaux de ce sel, tantôt libres, tantôt associés en sphérocristaux.

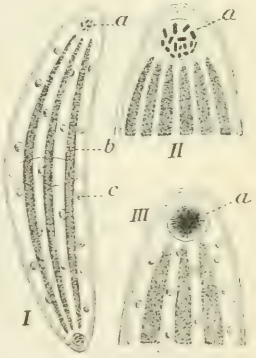


Fig. 191. — I. Clostérie d'Ehrenberg (gr. : 150). *a*, vésicule avec cristaux de gypse ; *b*, lames chlorophylliennes rayonnantes, vues de profil ; au centre, le noyau ; *c*, globules brillants, oléagineux, fréquents chez les Desmidiées. — II, III, *Cl. Lunula*. *a*, prismes isolés ou sphérocristal aiguillé de gypse (gr. : 700) (Fischer).

Un des principaux caractères microchimiques du gypse est son insolubilité dans l'acide sulfurique concentré.

Des *carbonates insolubles* (carbonate de calcium...) se rencontrent dans la tige des Chénopodes ; de même, dans les feuilles de l'Oseille, malgré l'acidité du suc.

Des *granules cristallins de carbonate de calcium* sont disséminés dans la masse plasmique des Myxomycètes (fig. 62). On les reconnaît, comme carbonate, à ce qu'ils font effervescence en présence des acides, et, comme chaux, à la production d'aiguilles de gypse au contact de l'acide sulfurique (fig. 195, *f*).

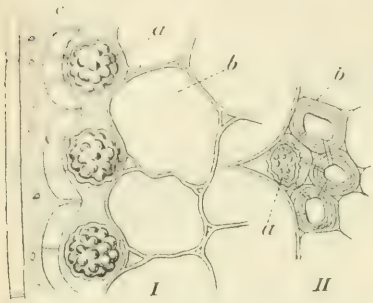


Fig. 192. — I, coupe longitudinale de feuille de *Sabal Adansoni* (Palmier). *a*, nodules mamelonnés de silice, inclus chacun dans une cellule ; *c*, cellules épaissies ; *b*, parenchyme chlorophyllien. — II, coupe transversale dans la région libérienne de *Latania bourbonica* (Palmier) ; *a*, nodule de silice intracellulaire, en face d'un méat ; *b*, groupe de fibres (Kohl).

Concrétions de silice. — Le silicium se présente dans la plante sous forme de silicates solubles ; mais, le plus souvent, il se concrète dans certaines cellules à l'état de *granules* ou *nodules de silice* (fig. 192, *a*), principalement dans les feuilles de divers Palmiers, dans les Bambous, dans l'épiderme des genres Marattia et Angioptéride (Cryptogames vasculaires), etc.

On a vu plus haut (p. 32) que, très fréquemment aussi, c'est la membrane qui est le siège des incrustations siliceuses (Diatomées, fig. 193) : dans ce cas, la silice joue un rôle de soutien et empêche, par exemple, la *verse* des Graminées.

La calcination de la plante n'altère pas les concrétions siliceuses ; celles-ci subsistent, dans les espèces très silicifiées (Prêles, Diatomées), sous la forme d'un sable fin, soluble seulement dans l'acide fluorhydrique à chaud. Ce dernier réactif donne lieu à un dégagement de vapeurs blanches de fluorure de silicium.

Fig. 193. — Diatomées. *a*, Navicule vert ; *b*, Frustule verte (gr. : 30).

Caractères microchimiques de quelques sels. — 1° **Nitrates.** — Pour reconnaître la présence de nitrates dans une simple coupe végétale, on emploie : 1° la *diphénylamine*, en dissolution dans l'acide sulfurique concentré, qui bleuit en présence de traces de ce genre de sels ; cette réaction est particulièrement nette dans la Courge, dans les Labiées, les Borraginées, et autres plantes, dites *nitrophiles*, qui absorbent avec élection les nitrates terrestres ; 2° la solution aqueuse de *sulfate de cinchonamine*, qui donne lieu presque instantanément, en présence d'un nitrate, à un précipité

cristallin de nitrate de cinchonamine, le seul nitrate insoluble connu; un lambeau d'épiderme de Courge, par exemple, plongé dans ce réactif, se couvre en quelques minutes de tablettes microscopiques de ce nitrate.

2° **Phosphates.** — On a recours, pour reconnaître un phosphate, au *molybdate d'ammonium*, préalablement dissous dans l'acide nitrique : ce réactif donne lieu à un précipité jaune de phosphomolybdate d'ammonium, qui cristallise très nettement en cubes ou en dodécaèdres (fig. 194, *d*, *f*), parfois en oursins. Toutefois, quand le suc est très chargé de matières organiques, le précipité peut revêtir seulement la forme globulaire (*g*).

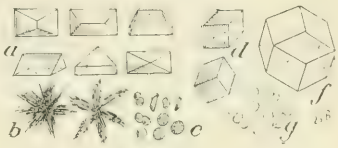


Fig. 194. — *a*, formes cristallines du phosphate ammoniaco-magnésien ; *b*, *c*, formes étoilées ou globulaires en milieu épaissi. — *d*, cubes de phosphomolybdate d'ammonium ; *f*, dodécaèdre rhomboïdal ; *g*, forme globulaire (gr. : 300 ; sauf *d*, *f*, 1000).

On peut encore provoquer la formation de phosphate ammoniacomagnésien, par addition d'un sel de magnésie et d'ammoniaque. Si le précipité se forme lentement, dans des liqueurs suffisamment étendues, les cristaux sont nets et offrent divers aspects (fig. 194, *a*, *b*), notamment celui du tas de pierres.

Les phosphates sont abondants dans le Blé, l'Avoine, etc.

3° **Sulfates ; chlorures.** — On précipite les sulfates par le nitrate de

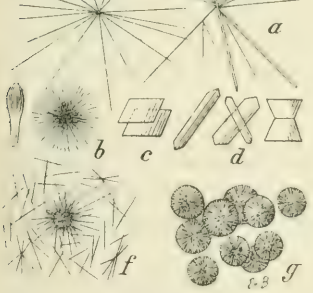


Fig. 195.

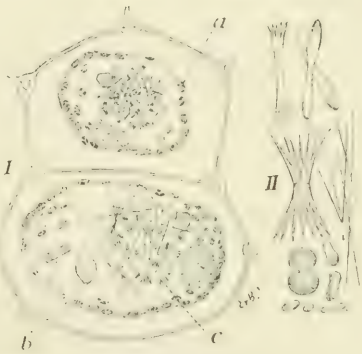


Fig. 196.

Fig. 195. — *a-d*, gypse ; *a*, aiguilles ; *b*, pinceau et sphéroïde aiguillé ; *c*, lamelles et prisme ; *d*, mâcles ; *f*, fragment d'un sel calcique, couvert d'aiguilles de gypse, après action de l'acide sulfurique ; *g*, sphéroïdes aiguillés de citrate de calcium (gr. : 400).

Fig. 196. — Parenchyme hypocotylé du Lupin jaune, après séjour dans la glycérine concentrée. — I, *a*, protoplasme contracté ; *b*, tablettes d'oxalate de calcium ; *c*, sulfate de calcium, dissous dans la plante intacte. — II, diverses formes du gypse (gr. : 600).

baryum, et les chlorures par le nitrate d'argent : les deux précipités sont d'ordinaire globulaires ou granuleux, et non nettement cristallisés.

Les Légumineuses sont toujours riches en sulfates (fig. 196, *c*), et diverses Fougères (Néphrolépide,...) accumulent remarquablement le chlorure de potassium ; le suc concentré de cette dernière plante abandonne le chlorure à l'état de tablettes carrées.

4° Sels calciques. — La chaux est décelée par l'acide sulfurique pur, qui détermine une production de sulfate de calcium ou gypse (fig. 195, *f*) ; ce sel se dépose, soit immédiatement, soit après l'action d'une douce chaleur sur la préparation, sous forme d'aiguilles isolées, ou associées en houppes ou en sphérocristaux (fig. 195, *a*, *b*), ou encore en tablettes et mâcles (*c*, *d*).

Ajoutons que lorsqu'un sel, extrait d'une plante à l'état pur par des cristallisations répétées, est réputé minéral, il ne doit pas charbonner dans la flamme du bec Bunsen, sur une lame de platine ; le noircissement indiquerait un sel organique, soit par son acide, ce qui est le cas ordinaire (citrate...), soit par sa base, soit par les deux à la fois (divers sels d'alcaloïdes : quinate de quinine...).

Origine des sels minéraux. — Le plus ordinairement, les sels minéraux sont empruntés directement au sol par la plante, soit à l'état de simple dissolution aqueuse (nitrates...), soit en combinaison avec les acides excrétés par les racines, ce qui est le cas du phosphate de calcium (p. 503). On verra plus loin comment des nitrates, sulfates et phosphates se constituent dans la terre arable aux dépens des matières organiques, grâce à des fermentations bactériennes (v. *Nitrification*).

Une transformation d'azote organique en azote nitrique, et par suite en nitrate, dans l'intérieur même d'une plante supérieure, d'une Phanérogame notamment, n'a pas encore été constatée ; mais il arrive que le soufre des albuminoïdes s'y minéralise, par oxydation, en sulfates, circonstance réalisée par exemple pour le soufre aleurique des Lupins, pendant la germination de la graine (fig. 196, *c*).

L'azote aleurique passe au contraire, on le sait (p. 96), à l'état d'amides (asparagine...).

Rôle des sels minéraux. — Les sels minéraux, dissous dans le suc de la plante, constituent des *réserves nutritives*, appelées tôt ou tard à être incorporées à la substance vivante, en particulier aux foyers de croissance.

Ils peuvent aussi, dans certaines circonstances, jouer le rôle de *substances digestives*, tout comme les diastases. C'est en effet au phosphate acide de potassium, excrété par la racine, qu'est due en partie l'attaque des sels insolubles du sol (phosphate de calcium...) : le même sel intervient lors de la digestion des grains d'aleurone, au début de la germination des graines (voy. *Germination*).

Il est d'autre part reconnu que le chlorure de sodium est doué du pouvoir de peptoniser partiellement les principes albuminoïdes, comme la pepsine.

Sels combinés à des matières organiques. — Les recherches microchimiques montrent que les sels minéraux n'existent pas toujours à l'état libre dans les divers membres ou tissus de la plante.

C'est ainsi que dans les méristèmes (p. 170), les laticifères (p. 193 et 201), et les faisceaux libériens, ils se trouvent en majeure partie combinés à des principes organiques ; tandis que dans les parenchymes adultes, ils sont en simple dissolution dans le suc et par suite faciles à déceler par les réactifs.

Les phosphates des graines mûres existent aussi en combinaison albuminoïde lâche, et ils ne redeviennent libres et reconnaissables par le molybdate d'ammonium que pendant la germination.

CHAPITRE V

CORPS SIMPLES ÉLABORÉS PAR LA PLANTE

Les corps simples, libres dans la cellule végétale vivante et qui proviennent de son activité propre, sont : l'*oxygène* et le *soufre*.

On peut y ajouter l'*azote* et l'*hydrogène*, qui prennent naissance dans certaines fermentations bactériennes (voy. *Fermentations*).

1. — **Oxygène.** — L'oxygène libre, élaboré seulement par les plantes vertes et les Bactéries pourpres, naît exclusivement au cours de l'assimilation de l'anhydride carbonique par la chlorophylle, en présence de la lumière. Au fur et à mesure qu'il est engendré, ce gaz se dissout dans le suc cellulaire pour être employé ensuite aux combustions respiratoires.

Si la plante produit plus d'oxygène qu'elle n'en consomme, elle en abandonne l'excès au milieu ambiant : le dégagement de cet excès d'oxygène est très actif dans les feuilles exposées à la lumière solaire directe.

On ignore encore si l'oxygène ainsi élaboré résulte, comme on le pense d'ordinaire, d'une simple décomposition de l'anhydride carbonique, ou si sa production est liée à la décomposition de principes plus complexes, de nature albuminoïde, qui seraient préalablement engendrés par les organes verts, aux dépens de l'anhydride carbonique : cette dernière alternative paraît plus probable (voy. *Assimilation*).

2. — **Soufre.** — Le soufre libre n'a été rencontré jusqu'ici que dans un groupe tout particulier de Bactéries, les *Sulfobactéries* ou *Thiobactéries* (fig. 197).

Ces organismes microscopiques, tantôt sphériques, tantôt filamenteux, offrent la singulière propriété de décomposer, par oxydation, l'hydrogène sulfuré et d'accumuler dans leurs cellules le soufre (*d*, *f*), ainsi mis en liberté, sous forme de

granules opaques, irréguliers, solubles dans le sulfure de carbone. Ce soufre est destiné ensuite à être transformé en sulfates, comme il sera dit à propos de la *Fermentation sulfhydrique*.

Aux Sulfobactéries appartiennent les Bégiates, formes filamenteuses, agglomérées dans les eaux sulfureuses naturelles (Barèges...) en colonies gélatineuses, dites *glairine* ou *barégine*.

Dans le genre Amœbobacter (fig. 197, *c*, *d*), chaque cellule, arrondie et fort petite, d'abord normale (*c*), fait place

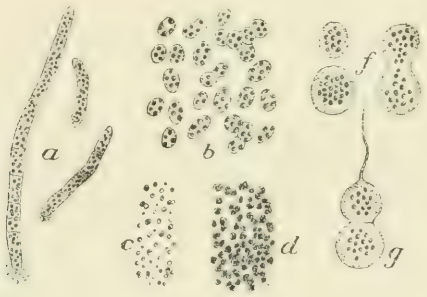


Fig. 197. — Sulfobactéries. — *a*, jeunes filaments de Thiotriche, fixés au vase de culture ; *b*, Amœbobacter ; *c*, forme jeune ; *d*, la même envahie par le soufre ; *f*, cellules jeunes de Chromate, espèce rose, l'une en voie de division ; *g*, forme plus âgée, ciliée. On voit les granulations de soufre (gr. : *a-d*, 900) (Winogradsky).

à la longue à un granule de soufre (*d*), entouré seulement d'une très mince pellicule organique.

Le genre Chromate (fig. 197, *g*) est rose et en outre cilié.

Le *carbone*, contrairement au soufre, n'existe dans la plante qu'à l'état de combinaisons, et il en est de même du silicium (nodules de silice des Palmiers, silicates).

Formes diverses d'un seul et même élément dans la plante. — Si l'on considère l'ensemble des produits cellulaires inertes qui viennent d'être étudiés, on voit que le même corps simple peut revêtir dans la cellule végétale un plus ou moins grand nombre de formes, selon sa nature.

Le carbone, par exemple, élément fondamental des êtres vivants, se présente à la fois sous formes d'albuminoïdes, les plus complexes des combinaisons organiques, sous forme de principes azotés cristallisables (amides...), de principes ternaires (sucres...), de carbures d'hydrogène (essences), et enfin d'anhydride carbonique.

L'azote entre dans la constitution des albuminoïdes, de divers principes cristallisables (amides...), des nitrates et des sels ammoniacaux; le phosphore existe, soit à l'état organique albuminoïde, soit à l'état minéral (phosphate); le soufre, à l'état d'albuminoïdes, de glucosides (sinigrine, p. 95), de sulfates, et même sous la forme libre (granules de soufre des Sulfobactéries), etc.

Ajoutons que les divers éléments essentiels à la vie, métalloïdes et métaux (voy. *Aliment*), peuvent être considérés, par cela même qu'ils sont essentiels, comme se trouvant tous ensemble réunis, en proportion déterminée, dans la substance protoplasmique, qui n'est que la très complexe résultante de leur synthèse.

DEUXIÈME PARTIE

LES TISSUS

DÉFINITION ET CLASSIFICATION DES TISSUS

Par leur mode de constitution, les tissus répondent à deux manières d'être principales : les uns, et c'est le cas général, se forment *par cloisonnement*, les autres, par *association*.

1. — Tissus normaux ou par cloisonnement. — Dans la très grande majorité des plantes, la cellule unique, œuf (fig. 198, I) ou spore (fig. 199, *b*), qui représente l'être à l'origine, *se cloisonne*, conformément aux règles précédemment indiquées (p. 46), de manière à constituer en définitive une agglomération d'éléments cellulaires.

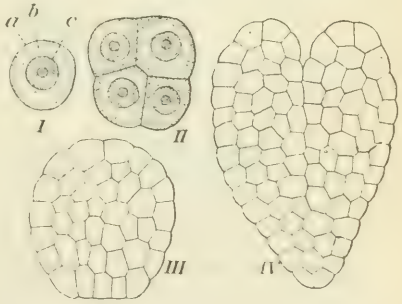


Fig. 198. — Tissu *normal* ou *par cloisonnement*. — I, œuf ; *a*, membrane ; *b*, protoplasme ; *c*, noyau. — II, embryon quadricellulaire (gr. : 500). — III, embryon plus avancé, encore homogène. — IV, ébauche cellulaire de la radicule, de la tigelle et des deux premières feuilles (cotylédons) (gr. : 200).

Ces derniers, d'abord semblables en apparence (fig. 198, III), *se différencient* plus tard par groupes, en vue de l'accomplissement de fonctions spéciales (circulation, sécrétion...) et acquièrent, à cet effet, des formes particulières.

Or, ce sont ces groupes homogènes de cellules, sortes d'individualités d'ordre supérieur à celle de l'élément cellulaire, qui constituent les *tissus* : ils procèdent, on le voit, de la

division du travail physiologique, et celle-ci, à son tour, admet comme cause prochaine le cloisonnement du corps (p. 54).

Le nombre des tissus du corps donne la mesure du perfectionnement organique de la plante considérée.

Ainsi, un tissu consiste en un assemblage de cellules de

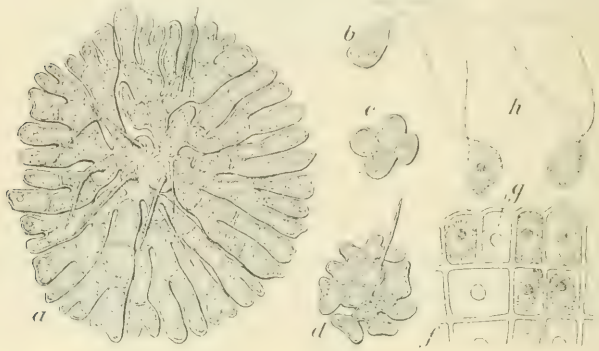


Fig. 199. — Coléochète (*Coleochaete soluta*) ; le thalle est en forme de lame. — *a*, la plante entière (lame verte hérissée de poils) ; *b*, spore fixée (issue de *h*), avec membrane cellulosique ; *c*, *d*, premiers états du thalle ; *h*, zoospores, nées isolément dans les cellules ; *g*, orifice de sortie de la zoospore ; *f*, cellules vides (gr. : 250) (Pringsheim).

même forme et de même fonction, nées du cloisonnement de cellules préexistantes.

Formes générales des tissus. — Le cloisonnement de la cellule originelle se fait, selon les plantes, suivant une ou plusieurs directions.

Dans le premier cas, les tissus ne consistent qu'en une simple *file de cellules* (Spirogyre et autres Algues filamenteuses, fig. 9, *d*) ; dans le second cas, ils se présentent *en lames*, quand les cloisonnements s'effectuent, par exemple, suivant deux ou plusieurs directions perpendiculaires à un même plan (Coléochète, fig. 199), et en *massifs cellulaires*, quand le cloisonnement s'opère, par exemple, suivant les trois coordonnées de l'espace (cas général, fig. 198, IV).

On verra, au cours de l'étude des plantes phanérogames (p. 231), que ces trois sortes de tissus peuvent se trouver réunies dans un seul et même membre.

Cloisonnement suivi de dissociation. — Il peut se faire que

les cloisonnements qui multiplient le nombre des cellules soient suivis, à bref délai, d'une *dissociation* de ces dernières, par suite d'une gélification des principes pectiques de la lame moyenne des membranes, accompagnée de dissolution partielle.

Un pareil émiettement du corps se produit normalement chez de nombreuses Bactériacées (fig. 200) : la formation des grains de pollen est de même un exemple de dissociation.

Dans ce cas, l'ensemble des cellules isolées n'en constitue pas moins un tissu, mais un *tissu dissocié*, comparable, par exemple, au sang chez les animaux, et non un tissu cloisonné continu, selon la règle générale.

Fig. 200. — Tissu *dissocié*. — Bacilles d'une putréfaction : cellules, nées les unes des autres, puis dissociées (gr. : 1000).

2. — Tissus par association. — Les tissus ne naissent pas nécessairement par cloisonnement de cellules préexistantes.

C'est ainsi que, dans les Algues de la famille des Cénobiées (fig. 201), des cellules semblables, actuellement indépendantes

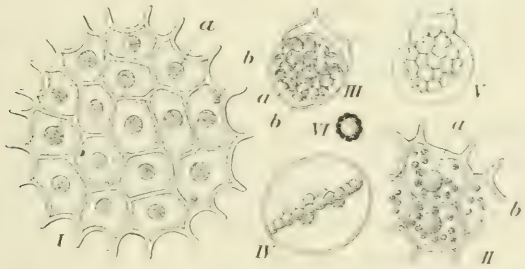


Fig. 201. — Tissu *par association*. Pédiastre (Algue cénobiée d'eau douce). — I, plante adulte à 16 cellules ; *a*, pyrénoïde ; *b*, noyau (gr. : 400). — II, groupe de cellules périphériques ; *a*, pyrénoïde ; *b*, noyaux en voie de multiplication. — III, *a*, jeune cénobe, sortant de la cellule mère, enveloppé par la membrane hyaline (*b*) de cette dernière ; chaque cellule (*a*) offre un chloroleucite annulaire. — IV, le cénobe se dispose en lame (profil). — V, colonie presque constituée. — VI, pyrénoïde avec couronne de granules amylacés (Askenasy).

les unes des autres, se rapprochent après une courte durée de vie libre et s'unissent, par *juxtaposition*, pour constituer un nouvel individu, qui se réduit ainsi à un *tissu associé*.

Les Pédiastres, par exemple, consistent à l'état adulte en une simple petite lame arrondie de 16 cellules (fig. 201, I),

pourvues chacune d'un noyau (*b*) et d'un gros pyrénoïde (*a*), entouré d'une couronne de grains d'amidon (VI).

Lors de la reproduction, le noyau se divise par bipartitions successives en 16 autres (II, *b*), autour desquels se condense le protoplasme, ce qui donne autant de petites cellules libres (III, *a*). Après une courte durée de vie indépendante dans l'intérieur même de la cellule mère, ces cellules se juxtaposent en un amas, qui bientôt se dispose en lame (IV) et constitue ainsi un nouveau Pédiastre. La jeune colonie est ensuite mise en liberté par une ouverture de la paroi gélifiée (V).

Quelque chose d'analogue a lieu chez les Myxomycètes (voy. *Mouvement*), où le corps procède de la confluence de cellules amiboïdes nues, dépourvues de membrane cellulosique, et issues chacune d'une spore immobile : le corps de ces Champignons représente, en un mot, un *plasmode*, de consistance gélatineuse (fig. 62).

Résumé. — On se trouve amené, en définitive, à distinguer trois sortes de tissus :

1° Les *tissus normaux*, nés par cloisonnement ;

2° Les *tissus dissociés*, nés de la disjonction de cellules de tissus normaux (Bactériacées, pollen) ;

3° Les *tissus associés*, nés de la confluence d'éléments cellulaires antérieurement libres (Cénobiées).

Classification des tissus normaux. — Les tissus normaux adultes, sont les uns *vivants*, les autres *inertes*.

Dans les premiers, les éléments cellulaires restent pourvus, pendant toute leur période d'activité, d'une masse protoplasmique, d'un noyau et de leucites. Les plus importants des tissus vivants servent à l'accomplissement des fonctions fondamentales de la vie de la plante, fonctions d'ordre *chimique*, comme l'assimilation de l'aliment, la sécrétion : les autres, tout en participant aux travaux chimiques, sont plus spécialement destinés à remplir des fonctions d'ordre *physique* ou *mécanique*, comme le soutien, la protection.

Les tissus inertes, eux, sont caractérisés par la résorption complète du protoplasme, des leucites et du noyau de leurs cellules, au cours de leur développement ; la cavité cellulaire renferme simplement du suc (cellules vasculaires, fig. 278), des produits de comblement (mucilages, fig. 166), ou des corps figurés excrétés (oxalate de calcium, fig. 172, *7*, *9*), ou

même uniquement de l'air (fibres, fig. 28). Les tissus inertes remplissent des fonctions exclusivement physiques ou mécaniques (soutien, protection, circulation,...).

On peut donc distinguer, d'une manière générale :

1° les *tissus chimiques*, qui sont nécessairement vivants ;

2° les *tissus mécaniques*, les uns vivants, les autres inertes.

Les divers tissus végétaux, qui vont être étudiés, se trouvent réunis dans le tableau suivant :

- Tissus
  - chimiques
    - 1° Tissu d'origine ou méristème.
    - 2° T. assimilateur
      - vert
        - tissu chlorophyllien proprement dit.
        - tissu stomatique.
      - incolore
    - 3° Tissu absorbant.
    - 4° Tissu sécréteur.
  - mécaniques
    - *a*) de protection
      - vivants
        - 1° Tissu cutineux.
        - 2° Tissu gélifié.
      - inertes
        - 3° T. subéreux ou *Liège*.
    - *b*) de soutien (*Sléréome*)
      - vivants
        - 4° Tissu sclérenx.
        - 5° Tissu collenchymateux ou *Collenchyme*.
      - inertes
        - 6° Tissu sclérenchymateux ou *Sclérenchyme*.
    - *c*) de conduction
      - vivants
        - 7° Tisus criblé.
      - inertes
        - 8° Tissu vasculaire.

Parenchymes. — Tous ces tissus, sauf les quatre derniers, constituent le vaste groupe des *parenchymes* (parenchyme chlorophyllien, absorbant, cutineux... , c'est-à-dire des tissus formés de cellules ordinairement polyédriques, à méats intercellulaires, et à peu près isodiamétriques.

Dans le collenchyme, le sclérenchyme, le tissu criblé et le tissu vasculaire, les cellules offrent au contraire une forme nettement allongée.

Les parenchymes constituant la majeure partie du corps de la plante, on les réunit quelquefois tous ensemble sous la dénomination de *tissu fondamental*.

Dans les tissus chimiques, qui sont tous des parenchymes, les membranes restent généralement minces et cellulosiques, tandis qu'elles se modifient le plus souvent dans les tissus mécaniques, soit par épaississement, soit par incrustation ou par transformation, soit enfin des deux manières à la fois (p. 26).

Appareils ; membres ; organes. — Plusieurs tissus différents, concourant à l'accomplissement d'une seule et même fonction, constituent un *appareil*. Ainsi, les tissus de soutien

par excellence (parenchyme scléreux, sclérenchyme et collenchyme) forment tous ensemble l'*appareil de soutien* de la plante, nommé encore *stéréome*.

Plusieurs appareils différents forment ensemble un *membre* ou *organe* (racine, tige, feuille), c'est-à-dire une individualité d'ordre supérieur à celle des appareils. La désignation de *membre* répond plus spécialement à l'individualité considérée dans sa *structure*, et celle d'*organe*, à cette même individualité, considérée comme *instrument de telle ou telle fonction*. La racine, par exemple, est, en même temps qu'un *membre* de la plante et, comme telle, définie anatomiquement (p. 231), l'*organe* d'absorption des sucs nourriciers.

1. — Méristèmes. — Les méristèmes ou *tissus d'origine*

Fig. 202.

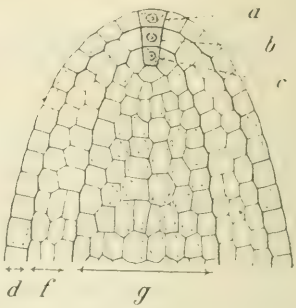


Fig. 203.

Fig. 202. — Coupe longitudinale médiane du méristème terminal de la tige du Thuya (T. *occidentalis*). *a*, sommet; *b*, ébauche d'un bourgeon axillaire; *c*, limite d'une feuille; *d*, méristème cortical; *f*, premières assises (3) de l'anneau procambial; *g*, moelle (3 files) (gr. : 200) (Koch).

Fig. 203. — Coupe schématique du sommet de la tige d'une Dicotylédone. *a*, initiale unique de l'épiderme; *b*, de l'écorce; *c*, du cylindre central; *d*, épiderme; *f*, méristème cortical; *g*, méristème du cylindre central.

(fig. 202) caractérisent les *foyers de croissance* (sommet de la tige, de la racine...); c'est de leur différenciation que résultent les tissus de la structure adulte.

A leur tour, les méristèmes procèdent chacun des cloisonnements d'un petit nombre de cellules, d'activité vitale particulièrement intense et en quelque sorte indéfinie, dites *cellules initiales* ou *cellules mères* des méristèmes (fig. 203, *abc*). On précisera ultérieurement la situation et les cloisonnements de ces cellules dans la racine, la tige et la feuille (p. 241).

Les méristèmes (fig. 202) sont des parenchymes à cellules polyédriques, en voie active de cloisonnement, intimement unies sur tout leur pourtour, à membranes minces et cellulosiques, à protoplasme abondant et à noyau très développé.

S'ils sont exposés à la lumière (méristème terminal de la tige...), les leucites que renferme le corps protoplasmique n'offrent d'ordinaire qu'une faible coloration verte ; dans le méristème de la racine, ces mêmes corpuscules restent incolores, et leur substance propre, moins dense, exige, pour bien apparaître, l'intervention des colorants.

Tous les méristèmes de la plante adulte procèdent du méristème unique, que représente l'embryon très jeune tout entier (fig. 198, III) et que l'on peut nommer le *méristème primitif*.

2. — Parenchyme chlorophyllien. — Ce parenchyme est pourvu de chloroleucites (fig. 204), grâce auxquels il peut *assimiler les aliments minéraux* de la plante, et notamment l'anhydride carbonique, d'où son autre nom de *tissu assimilateur*.

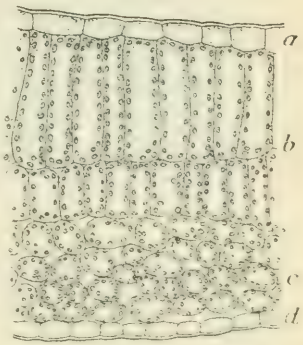


Fig. 204. — Coupe transversale du limbe d'une feuille de Troène (Dicotylédone). — *a*, *d*, épiderme supérieur et inférieur ; *b*, parenchyme chlorophyllien palissadique ; *c*, parenchyme lacuneux.

Les cellules y sont séparées les unes des autres, aux angles, par des *méats*, plus ou moins développés, dans lesquels circule l'atmosphère intérieure de la plante.

Le parenchyme chlorophyllien est localisé, sauf de rares exceptions (p. 60), dans les organes aériens, la lumière étant indispensable au développement du pigment vert.

Ce tissu, dit encore *chlorenchyme*, offre deux formes typiques, qui se trouvent associées dans le limbe des feuilles des arbres dicotylédonés (Chêne, Marronnier) : le *tissu palissadique* et le *tissu lacuneux*.

a) Le *parenchyme chlorophyllien palissadique* (fig. 204, *b*) est formé de cellules prismatiques, allongées perpendiculairement à la surface du limbe foliaire et étroitement unies les unes aux autres. Il se réduit d'ordinaire à deux ou trois assises, qui confinent à l'épiderme supérieur (*a*) de la feuille ; rarement il se prolonge jusqu'à l'épiderme inférieur (fig. 456).

b) Le *parenchyme chlorophyllien lacuneux* (fig. 204, *c*) comprend au contraire des cellules irrégulières, lâchement unies les unes aux autres et laissant entre elles des lacunes, qui peuvent atteindre et même dépasser la taille des cellules.

Il est localisé entre l'épiderme inférieur (*d*) de la feuille et le tissu palissadique : assez fréquemment, toutefois, il forme à lui seul tout le parenchyme vert, interposé aux deux épidermes (fig. 457), par exemple dans diverses Monocotylédones (Palmiers, Liliacées, Orchidées).

3. — Parenchyme incolore. — Ce parenchyme, qui ne diffère du précédent que par l'absence de chlorophylle, prédomine dans les organes souterrains : il forme souvent aussi la moelle de la tige (fig. 205), ainsi que la portion centrale de

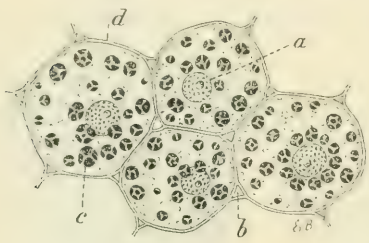


Fig. 205.

Fig. 206.

Fig. 205. — Parenchyme médullaire incolore de la base de la tige d'une plantule de Ricin. *a*, noyau ; *b*, méat ; *c*, leucites avec granules d'amidon ; *d*, membrane cellulosique (gr. : 350).

Fig. 206. — Parenchyme incolore étoilé de la moelle du Jonc, avec lacunes aérifères.

diverses feuilles charnues très épaisses (Agave, Aloès, fig. 459, II), où il tranche avec le parenchyme vert enveloppant.

Dans la moelle incolore du Jonc (fig. 206), les cellules sont étoilées et laissent entre elles de larges espaces aérifères.

Les albumens à membranes minces (fig. 105), ceux du grain de Blé et de la graine du Ricin, par exemple, rentrent aussi dans la catégorie des parenchymes incolores. Ils naissent, comme l'embryon, du cloisonnement d'une cellule mère originelle, qui représente une sorte d'œuf, et, par l'absence ordinaire de méats, rappellent les méristèmes (voy. *Graine*).

Le rôle spécial des parenchymes incolores consiste généralement à *élaborer des réserves*, aux dépens des principes organiques, qui sont créés dans les tissus verts par l'assimilation

chlorophyllienne de l'anhydride carbonique : ces réserves, dont la plus fréquente est l'amidon, subsistent ensuite dans ces tissus jusqu'au moment de leur emploi par la plante (fig. 205, *c*).

Telle est, par exemple, la production des principes nutritifs de l'albumen des graines (aleurone, huile, amidon...) ; l'élaboration de la fécule dans le parenchyme des tubercules de Pomme de terre (fig. 38), de l'inuline dans ceux du Dahlia (fig. 148), du saccharose dans la racine de Betterave.

On peut citer encore l'accumulation de l'eau dans le parenchyme périphérique des feuilles du Figuier (*Ficus elastica*, fig. 207, *c*, *d*), ainsi que dans les tiges et feuilles de diverses Pipéracées : ce parenchyme incolore a reçu le nom de *tissu aqueux* ou *aquifère*.

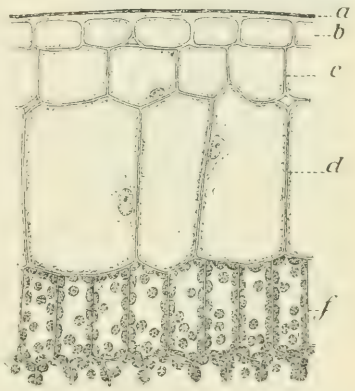


Fig. 207. — Coupe transversale de feuille de *Ficus elastica*. *a*, cuticule ; *bcd*, épiderme composé ; *b*, épiderme proprement dit ; *c*, *d*, parenchyme aquifère ; *f*, parenchyme palissadique (gr. : 200).

4. — Tissu cutineux : épiderme ; poils. — Le tissu cutineux forme, avec les stomates, l'assise superficielle *protectrice* ou *épiderme* de la tige et des feuilles (fig. 204, *a*,*d*) ; on le trouve aussi à l'intérieur de la plante, d'ordinaire à l'état de cellules cutineuses isolées.

Le tissu cutineux superficiel manque aux racines.

1° Tissu cutineux proprement dit. — Ce qui caractérise l'épiderme, c'est, d'une part, l'épaississement très marqué de la paroi extérieure des cellules (fig. 208, *a b*), même au niveau des stomates ; d'autre part, la transformation de la cellulose en un composé nouveau, faiblement oxygéné, très peu perméable, la *cutine*.

La cutine se rapproche par sa composition chimique de la subérine du liège : sa formule approchée est $C^{40}H^{70}O^{10}$. Elle est insoluble dans l'oxyde de cuivre ammoniacal, c'est-à-dire dans le dissolvant de la cellulose ; elle résiste à l'action des acides et des alcalis à froid, mais elle se dissout à chaud dans la potasse ou dans le mélange de chlorate de potassium et d'acide nitrique.

Le contenu cellulaire (fig. 209, *b*) consiste en un protoplasme

peu abondant, parsemé de nombreuses vésicules à suc cellulaire, et en un noyau. Quant aux leucites, ils n'y offrent d'ordinaire qu'une teinte vert pâle : fréquemment même, ils sont décolorés, et en voie de résorption dans la plante adulte. Ils restent plus nets dans l'épiderme inférieur de la feuille, l'autre face étant soumise à une radiation trop intense, qui provoque l'altération de ces corpuscules. Dans les plantes qui végètent à l'ombre (diverses Fougères), les corps chlorophylliens sont au contraire normalement développés dans l'épiderme tout entier.

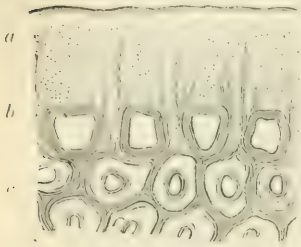


Fig. 208. — Coupe transversale de feuille de Dasylirion. *a*, cuticule très épaisse des cellules épidermiques : *b*, *c*, hypoderme fibreux (gr. : 600).

Lorsqu'on traite une coupe d'épiderme de feuille par le chlorure de zinc iodé, on observe, au microscope, que la paroi libre de la membrane ne bleuit, c'est-à-dire n'est cellulosique, que dans sa zone profonde (fig. 208, vers *b*) ; la pellicule superficielle ou *cuticule* *a*, et fig. 207, *a*, entièrement cutinisée, se colore simplement en jaune plus ou moins foncé ; en outre, elle fixe fortement le vert d'iode, la fuchsine, etc.

Quand la membrane cutinisée acquiert une grande épaisseur, comme dans le Gui, le Houx, le Fragon (*Ruscus*), on remarque, entre la cuticule et la zone cellulosique interne, une ou deux lames intermédiaires (fig. 35), de composition mixte, c'est-à-dire à cellulose plus ou moins imprégnée de cutine : cette zone ne bleuit alors par le chlorure de zinc iodé que lorsqu'on en a préalablement éloigné la cutine par l'acide nitrique à chaud.

Fig. 209. — Epiderme de feuille de Blé de face. — *a*, stomate ; *b*, cellule épidermique (gr. : 300).

Cellules cutinisées profondes. — Remarquons que le tissu cutineux ne se rencontre pas seulement dans l'épiderme, mais encore dans la profondeur du corps, et alors ordinairement à l'état de cellules isolées. Ainsi, il n'est pas rare que, dans les cellules occupées par une mâcle d'oxalate de calcium, les réactifs colorants décèlent une cutinisation de la zone interne de la membrane.

2° **Poils.** — Parmi les productions différenciées de l'épiderme, les plus importantes sont les *poils*, qui ajoutent encore à la protection de la plante. Les Borraginées (Bourrache, fig. 210), les Labiées (Lamier, fig. 426) et diverses autres familles en sont abondamment pourvues.

Parfois, c'est l'organe jeune qui seul est couvert de poils. Ainsi les feuilles des bourgeons du Marronnier, du Hêtre (fig. 337) sont comme noyées dans un duvet cotonneux : elles apparaissent, au contraire, glabres peu de temps après l'épanouissement.

Un poil épidermique naît de l'allongement d'une seule cellule superficielle. Il est tantôt *unicellulaire ;* tantôt *articulé*, c'est-à-dire formé d'une file de cellules ; tantôt *massif*, auquel cas les cloisonnements de la cellule originelle se font suivant plusieurs directions.

a) *Poils unicellulaires.* — A ce groupe (fig. 212) se rattachent les poils de la Bourrache, du Lupin, et ceux, longs parfois de 5 centimètres, de la graine du Cotonnier.

Dans l'Ortie (fig. 212, *6*), ces appendices, également unicellulaires, gorgés d'un suc irritant (*acide formique ?*), sont supportés par une petite émergence (*ab*) de parenchyme.

Fig. 210. Fig. 211.

Fig. 210-211. — Bourrache officinale, plante hispide (réduite). *a*, sépales ; *b*, pétales ; *c*, les 5 étamines adossées autour du pistil ; *d*, calice persistant avec fruit inclus ; *f*, pistil ; *g*, anthère ; *h*, prolongement extérieur du filet (gr. : 2).

Dans le Houblon (fig. 213, II), le poil, au lieu de se terminer en pointe, s'étale à son extrémité, parallèlement à l'épiderme, ce que l'on qualifie de *poil en navette ;* ailleurs, cette terminaison est étoilée (Deutzie, fig. 213, I), ou irrégulièrement rameuse, mais toujours continue.

Le poil unicellulaire court se nomme *papille* (fig. 212, *3*).

La cuticule de tous ces appendices est plus ou moins marquée. Dans le coton, par exemple, elle forme une pellicule assez mince pour qu'on puisse considérer ce textile comme presque uniquement formé de cellulose, le contenu cellulaire ayant été entièrement résorbé pendant la maturation des graines.

b) *Poils articulés.* — Formés ordinairement de plus de deux cellules (fig. 216), les poils articulés sont: tantôt cylindro-coniques (Courge...), tantôt terminés en tête (*poils capités*, fig. 354, *c*), par exemple chez certaines Labiées (Menthe...), où la cellule terminale (souvent un petit groupe), seule dilatée, se consacre à l'élaboration d'une huile essentielle.

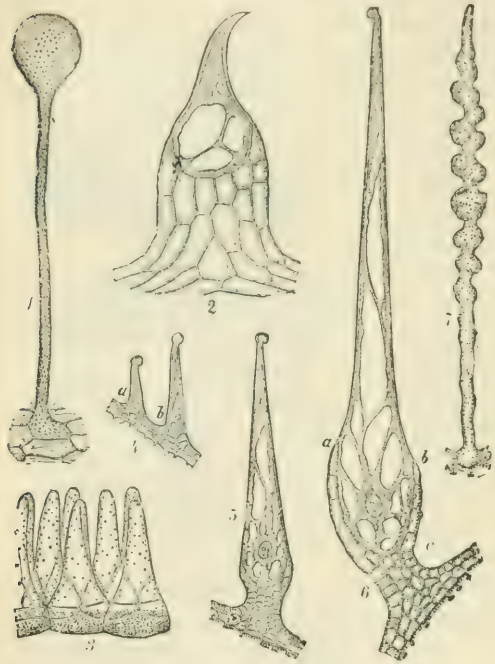


Fig. 212. — Poils unicellulaires. — 1, poil capité de la corolle du Muflier (*Antirrhinum majus*), à cuticule verruqueuse. — 2, aiguillon de la tige jeune de la Garance (*Rubia tinctorum*), avec l'émergence de base. — 3, papilles de la corolle d'une Primevère de Chine. — 4, 5, 6, états successifs du poil d'Ortie (*Urtica urens*) : *ab*, limite de l'émergence *c*. — 7, poil bosselé de fleurs de Pensée, à cuticule verruqueuse (gr. : 100).

Les poils articulés sont tantôt simples, tantôt ramifiés (Lavande, fig. 237 *bis*, *c*).

On trouve encore des poils capités à la base des feuilles des Cardères (*Dipsacus*), à la gorge de la corolle de diverses fleurs, etc.

c) *Poils massifs.* — Dans cette disposition, la tête tout au moins du poil comprend plusieurs rangées de cellules.

Les poils massifs, qui sont d'ordinaire *sécréteurs* (fig. 251), affectent souvent la forme de petites écailles (*poils écailleux*), fixées à l'épiderme, qu'ils protègent, par un très court pédicule, bicellulaire par exemple (Fougères,... Houblon, fig. 245).

Dans la Pinguicule (fig. 217), les poils qui garnissent intérieurement la gorge de la corolle, ainsi que les poils sécréteurs des feuilles, se composent d'un pied de 2 ou 3 cellules et d'une tête (*k*), qui en compte de 7 à 12.

Ils prennent naissance de la manière suivante. Une cellule

épidermique s'allonge (*a*) et se divise par une cloison trans-

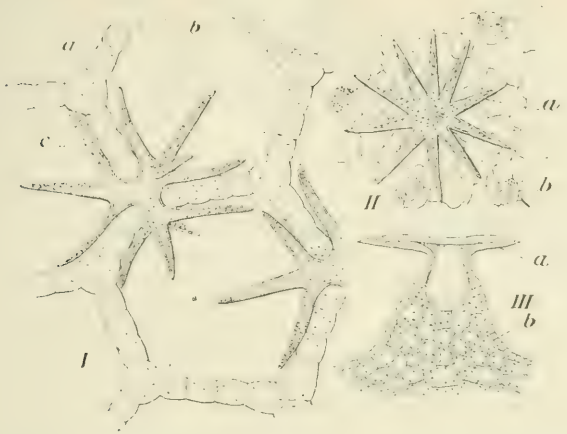


Fig. 213 à 215. — I, *a*, parenchyme aérifère en réseau du Nénuphar jaune (*Nuphar luteum*) ; *b*, lacune aérifère ; *c*, sclérite rameuse unicellulaire (poil interne). — II, *a*, poil étoilé unicellulaire de la feuille de Deutzie (*Deutzia scabra*), vu de face ; *b*, stomates. — III, *a*, coupe du poil en navette du Houblon ; *b*, émergence verte qui le porte.

versale en deux autres (*c*) : l'inférieure subsiste sans modifi-

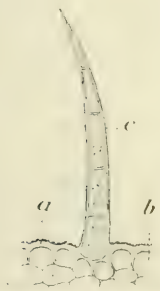


Fig. 216.

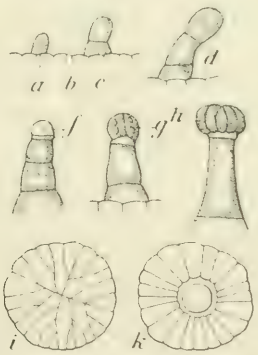


Fig. 217.

Fig. 216. — *c*, poil articulé de Céraiste (*Cerastium vulgatum*) ; *a*, cuticule ; *b*, cellules épidermiques (gr. : 100).

Fig. 217. — Développement des poils glanduleux de la feuille de Grassette (*Pinguicula alpina*) ; *a*, *c*, *d*, premiers états ; *b*, cellules épidermiques normales ; *f*, première cellule de la tête et columelle ; *g*, *h*, phases suivantes ; *i*, *k*, tête constituée, face supérieure et face inférieure : en *k*, on voit la columelle (gr. : 300) (Klein).

cation et constitue, par conséquent, la cellule basilaire du

pédicule : l'autre se cloisonne d'abord transversalement pour achever ce dernier (*d*) ; après quoi la cellule terminale (*f*) prend des cloisons radiales pour différencier la tête (*i*).

Quand les poils massifs sclérifient leurs membranes extérieures, ils constituent des *aiguillons* (Rosier, Framboisier, Ronce) ; ils sont alors généralement portés par une émergence du parenchyme sous-jacent.

Poils corticaux des Santalacées. — Par exception, les poils peuvent prendre naissance dans des cellules primitivement intérieures, mais ultérieurement mises à nu par une exfoliation des tissus qui les séparent de la surface. C'est le cas pour les poils, absorbants il est vrai, et non protecteurs, de la racine (fig. 235) (v. leur *Origine endogène*, p. 246).

Chez les Santalacées (*Thesium humifusum*...), il n'en est plus de même pour le pinceau de longs poils que porte chaque sépale, au-dessus du point où le filet de l'étamine, concrescent jusque-là avec le sépale, devient libre. Ces poils post-staminaux, situés ainsi en face et en dehors de l'anthère, procèdent du développement de cellules *exodermiques*, c'est-à-dire sous-épidermiques. Ces cellules, beaucoup plus larges dans cette région que dans le reste du sépale, s'allongent vers l'extérieur sans se cloisonner, en soulevant l'épiderme ; après quoi survient une exfoliation de ce dernier, qui met les poils à nu.

Dans le cas des poils radicaux absorbants, c'est au contraire l'exfoliation qui précède l'allongement des cellules.

5. — Tissu subéreux : liège. — Dans ce parenchyme, les membranes, primitivement cellulosiques, se transforment en *subérine*, principe imperméable, dont les réactions sont analogues à celles de la cutine, ainsi que la composition centésimale $(C^6H^{10}O)^n$.

a) En couches plus ou moins épaisses, le tissu subéreux prend le nom de *liège* (*suber*).

Le liège (fig. 218, *b*) se constitue surtout dans la région périphérique de la tige des Dicotylédones (Chêne, Orme) et des Gymnospermes (Pin), notamment dans l'écorce, où il est destiné à remplacer, comme tissu secondaire protecteur, l'épiderme déchiré par suite de l'accroissement en épaisseur du membre. Dans le tronc du Chêne-liège, cette production acquiert à la longue assez d'importance pour qu'on puisse en détacher des plaques de plus de 10 centimètres d'épaisseur.

Le liège consiste d'ordinaire en cellules tabulaires (fig. 219, *d*), aplaties tangentiellement, unies les unes aux autres sans méats, et disposées en assises concentriques et radiales, par suite même du mode de formation de ce tissu (voy. *Formations secondaires*, p. 338). Ce n'est qu'au niveau des *lenti-*

celles (fig. 482), productions verruqueuses très apparentes sur le Cerisier, le Coudrier, etc. (fig. 481), qu'il se dissocie et devient pulvérulent, pour assurer les échanges gazeux entre les tissus intérieurs et l'atmosphère.

La paroi des cellules subéreuses, jaunâtre ou brune, est tantôt mince et élastique (*liège mou*), tantôt épaissie et

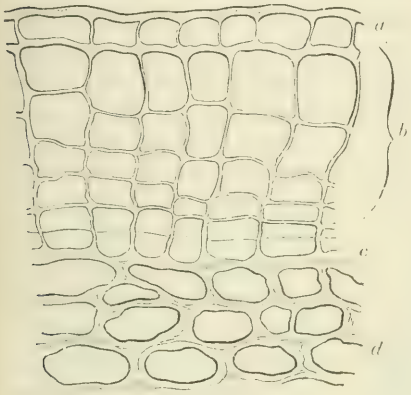


Fig. 218.

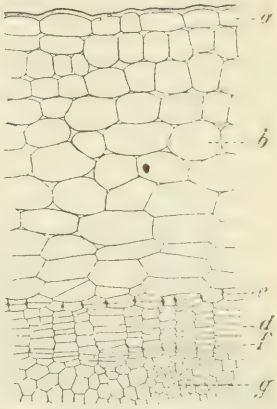


Fig. 219.

Fig. 218. — Coupe transversale de tige d'Erable (*Acer campestre*), au début des formations secondaires. — *a*, épiderme ; *b*, liège (5 assises) ; *c*, assise génératrice du liège ; *d*, parenchyme cortical primaire épaissi (gr. : 150).

Fig. 219. — Coupe transversale de tige du Fraisier. — *a*, épiderme ; *b*, écorce ; *c*, endoderme (dédoublé par places), avec trace des cadres subérifiés ; *d*, liège péricyclique ; *f*, assise génératrice du liège ; *g*, faisceau libérien (Douliot).

plus ferme (*liège dur*, fig. 218, *b*) ; les deux variétés se rencontrent, en couches alternantes, dans le Chêne-liège et dans le Bouleau.

La pellicule limitante du tubercule de la Pomme de terre comprend simplement du liège mou (fig. 38, *a*), environ une dizaine d'assises tabulaires.

Les cellules du liège jeune renferment du protoplasme, un noyau et des leucites incolores ou verts (fig. 494, *cd*) ; mais au cours de la subérification, tout ce contenu vivant se résorbe, et le liège adulte ne consiste plus qu'en un réseau de membranes subérifiées (*bc*), avec çà et là quelque trace du corps protoplasmique, ce qui en fait un tissu inerte, à rôle exclusivement protecteur.

b) La subérification peut n'intéresser qu'une assise unique de cellules, et alors, dans cette assise, elle est *totale* ou *partielle*.

Le premier cas est réalisé dans les jeunes racines, pour l'assise sous-jacente aux poils absorbants les plus anciens et déjà flétris, et que l'on nomme *assise subéreuse* (fig. 232, *b*).

Le second cas caractérise l'*endoderme*, assise limitante interne de l'écorce de la tige et de la racine : dans cette assise (fig. 219, *e*), les faces radiales et transverses des cellules offrent simplement une bandelette subérifiée médiane, formant cadre (fig. 305, *b*, *g*), tandis que le reste de la membrane subsiste à l'état cellulosique. A l'examen microscopique, le cadre subérifié se présente plus ou moins plissé, et ce sont ses ondulations qui le font apparaître, dans les coupes, sous forme d'une tache sombre sur les sections transverses des faces radiales (fig. 305, *f*).

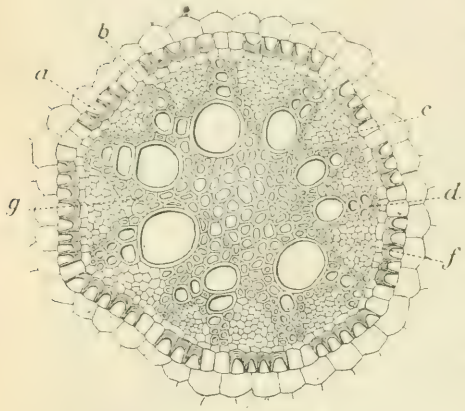


Fig. 220. — Coupe transversale du cylindre central de la racine d'Iris (*I. germanica*). — *a*, endoderme avec épaississ. en fer à cheval ; *b*, cellules non épaissies, en face des faisceaux ligneux (passage des radicelles) ; *c*, péricycle ; *d*, faisceau ligneux (à un seul gros vaisseau en dedans) ; *f*, faisceau libérien ; *g*, parenchyme sclérifié jusqu'au centre (Tschirch).

Le plissement des cadres ne se produit pas dans la plante intacte. Dans les coupes, il résulte de la brusque diminution de tension intracellulaire qui se réalise au moment du sectionnement de l'organe, ou encore de la cessation de la croissance de la racine (p. 234).

Au lieu d'être subérifié, l'endoderme est parfois épaissi et fortement lignifié, caractère très net chez diverses Monocotylédones (fig. 220, *a*).

Divers colorants, comme le vert d'iode, se fixent nettement sur les membranes subérifiées.

6. — Tissu scléreux. — Le parenchyme scléreux est caractérisé parce que ses cellules, tout en renfermant du protoplasme, un noyau et même des produits d'assimilation (amidon...), offrent des membranes épaissies et plus ou moins lignifiées, ce qui en fait un tissu de soutien (fig. 220, *g*).

On le rencontre toujours, associé aux vaisseaux et aux fibres, dans le *bois* des Dicotylédones (Chêne, Orme, fig. 491) ;

les rayons médullaires du Pin, etc., en sont également formés (fig. 522, *n*).

Le parenchyme scléreux se localise parfois en couches circulaires à une ou plusieurs assises (fig. 269, *a'*), comme dans l'écorce du Cannellier de Ceylan, ou en petits cordons isolés; l'endoderme et la moelle des racines de la généralité des Monocotylédones (fig. 220, *a*, *g*) offrent aussi les caractères de ce parenchyme.

La membrane, ainsi épaissie et striée concentriquement (fig. 220, *a*), est traversée de nombreux canalicules, qui facilitent les communications osmotiques entre les cellules contiguës, comme les ponctuations des cellules normales, dont elles ne sont du reste qu'une forme plus développée.

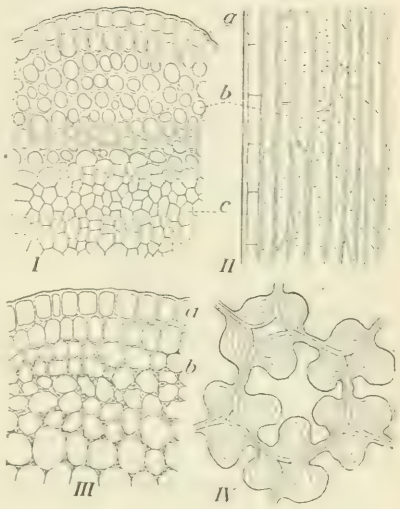


Fig. 221. — Collenchyme. — I, coupe transversale d'un entrenœud jeune de Clématite (*Clematis Vitalba*). — II, coupe longitudinale d'un entrenœud adulte montrant les ponctuations; *a*, épiderme; *b*, collenchyme rond; *c*, méristème périphérique du cylindre central (épaissi en II) (gr. : 150) (Ambronn). — III, coupe transversale de la tige du Lierre (*Hedera helix*); *a*, épiderme; *b*, collenchyme angulaire. — IV, une cellule grossie, gonflée par la potasse (gr. : 450).

Le parenchyme scléreux constitue une forme intermédiaire entre les parenchymes à parois minces et le sclérenchyme (p. 209) : dans ce dernier tissu, la membrane s'épaissit au point de remplir presque entièrement la cavité cellulaire (noyau des fruits, fig. 277), et, de plus, les cellules y sont d'ordinaire allongées en fibres (fig. 271, *b'*), suivant l'axe même des organes qui les renferment.

Une fois lignifié, le parenchyme scléreux cesse de s'accroître et de multiplier ses cellules : la lignification apparaît du reste, d'une manière générale, comme corrélative de la stabilité des éléments qui en sont l'objet (v. p. 218).

7. — Collenchyme. — Le collenchyme est le plus souvent localisé sous l'épiderme de la tige et des feuilles, soit

en une couche circulaire continue, comme dans le Lierre (fig. 221, III, *b*), soit en faisceaux isolés, comme aux angles de la tige des Labiées (fig. 380, *b*) et des Ombellifères.

Les Labiées, par exemple, dont la tige est quadrangulaire (Lamier, Mélisse...), présentent à chaque angle un faisceau sous-épidermique de collenchyme ; les côtes de la tige des Ombellifères (Angélique, Fenouil, Cerfeuil...) sont pareillement constituées par une bande de ce tissu.

La paroi des cellules collenchymateuses est épaissie, soit

Fig. 222.

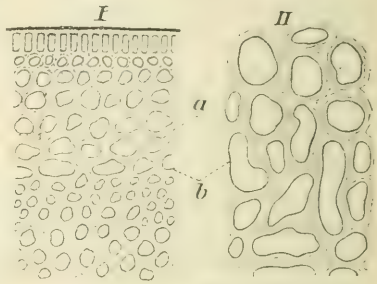


Fig. 223.

Fig. 222. — I, Nostoc entier. — II, filament du même dans sa couche de gelée ; *a*, hétérocystes ; *b*, cellules normales ; *c*, gelée dépendant de la membrane.

Fig. 223. — I, coupe transversale du thalle du Fucus vésiculeux. — II, portion grossie ; *b*, membrane ou lame cellulosique interne ; *a*, lame moyenne, gélifiée et gonflée.

uniformément (*collenchyme arrondi*, fig. 221, I, *b*), soit en prédominance aux angles (*collenchyme angulaire*, fig. 221, III) ; elle est brillante et de *nature cellulosique*, comme en témoigne le bleuissement par le chloroiodure de zinc. Le corps protoplasmique des cellules est peu abondant.

Les cellules collenchymateuses, d'ordinaire allongées suivant l'axe des organes qui les renferment (fig. 221, II) et terminées en pointe, sont douées tout à la fois d'une grande souplesse et d'une grande résistance. Elles offrent sur le tissu scléreux et sur le sclérenchyme l'avantage d'une grande élasticité, ce qui en fait un tissu particulièrement approprié aux plantes herbacées précitées, puisque, tout en les soutenant, il n'entrave en rien le libre épanouissement de leurs organes.

8. — Tissu gélifié. — Dans ce parenchyme, de consistance gélatineuse, les portions externes des membranes libres (fig. 222), ou, selon le cas, les lames moyennes intercellulaires,

de nature essentiellement pectique, sont épaissies et gélifiées (fig. 223).

Le tissu gélifié est fréquent chez les Algues : les Nostocs (fig. 222) et les Zygnèmes (fig. 162), par exemple, ont leurs filaments verts complètement noyés dans une épaisse masse gélatineuse, dépendant de la membrane.

Une gelée analogue unit entre elles les cellules du thalle des Fucus (fig. 223, *a*). On peut l'isoler, en faisant bouillir

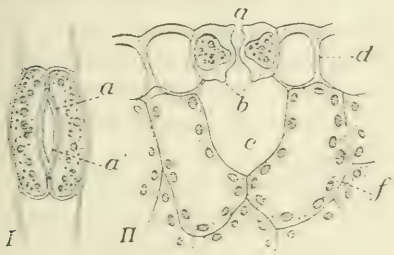


Fig. 224.

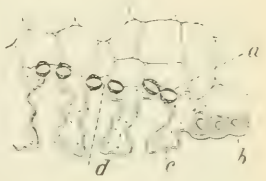


Fig. 225.

Fig. 224. — Stomate de Jacinthe (*Hyacinthus orientalis*). — I, de face : *a*, bord supérieur de l'ostiole ; *a'*, bord de la partie la plus rétrécie de l'ostiole (voir II, ntr : *a* et *b*). — II, coupe transversale : *a*, *b*, épaississements externe et interne de l'ostiole ; *c*, chambre sous-stomatique ; *d*, épiderme ; *f*, parenchyme vert (gr. : 250) (Strasburger).

Fig. 225. — Partie d'une plage stomatifère de Torreya (Conifère). *a*, stomate ; *d*, ostiole ; *c*, cellules épidermiques allongées, limitant l'antichambre stomatique ; *b*, cellules épidermiques sclérifiées (Van Tieghem).

la plante dans l'eau et en évaporant la dissolution ; c'est par ce moyen qu'on extrait la *gélose* ou *agar-agar*, principe gélifié de certaines Floridées (Algues rouges), employé comme substratum dans la culture des Bactériacées.

L'isolement des spores des Cryptogames et des grains de pollen des Phanérogames résulte aussi d'une gélification des lames moyennes des membranes (voy. *Pollen*).

Il ne faut pas confondre ces tissus gélifiés proprement dits avec les parenchymes qui renferment des mucilages gélifiables, *apposés contre les membranes*, comme dans l'épiderme de la graine de Lin et des Crucifères (p. 134) : ces derniers ne font pas partie intégrante de la membrane.

Dans divers albumens mucilagineux (Caroubier...), non seulement une couche épaisse de mucilage (voy. *Graine*) recouvre les membranes cellulaires, mais ces dernières elles-mêmes subissent à la longue une gélification, et, par suite, se gonflent comme le mucilage en présence de l'eau.

9. — Stomates. — Les stomates (fig. 224) sont des formations interposées aux cellules épidermiques de la tige et de la feuille. On ne les rencontre pas ailleurs.

1° Conformation : nombre. — Un stomate consiste en deux cellules ordinairement réniformes (fig. 224, *a*), laissant entre elles une ouverture étroite, l'*ostiole*, qui établit la communication entre l'atmosphère extérieure et les méats ou lacunes des parenchymes intérieurs. La lacune plus grande (*c*), située immédiatement sous l'ostiole, est dite *chambre sous-stomatique*.

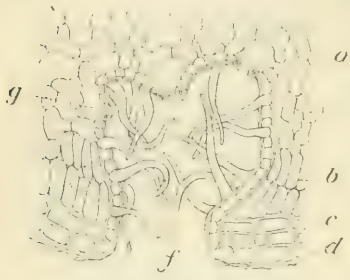


Fig. 226. — Crypte stomatifère de feuille de Laurier-Rose (*Nerium oleander*). — *a*, parenchyme vert lacuneux ; *b*, parenchyme palissadique ; *c*, parenchyme aquifère ; *d*, épiderme ; *f*, poils ; *g*, stomates.

Le rôle des stomates, fort important, est d'assurer les échanges gazeux (transpiration ...) entre les tissus profonds et l'atmosphère, ou tout au moins de donner à ces échanges l'intensité compatible avec une grande activité nutritive. Ils sont largement ouverts au soleil et fermés à l'ombre (voy. *Transpiration*).

Les cellules stomatiques peuvent être de même hauteur que les cellules épidermiques adjacentes (fig. 224) (Blé, Lis, Haricot) : d'ordinaire elles sont plus courtes qu'elles (fig. 227) et plus ou moins recouvertes par les cellules adjacentes (*k*) ; même, l'ostiole peut se trouver séparée de la surface libre de l'épiderme par une dépression très marquée (fig. 225), dite *antichambre stomatique* (Conifères : Pin, Thuya, Torreya ; Figuier élastique). Parfois le stomate est au contraire un peu en relief (Aneimie, fig. 228).

Les stomates des feuilles se rencontrent souvent sur les deux faces du limbe (Blé...) ; dans les feuilles des Dicotylédones, ils sont surtout nombreux dans l'épiderme inférieur et parfois même exclusivement localisés de ce côté (p. 322).

Parfois ils se réunissent çà et là par groupes ou *plages stomatifères* (fig. 225), au lieu d'être dispersés dans tout l'épiderme. Dans la feuille du Laurier-Rose, par exemple (fig. 226), ils sont localisés à la face inférieure, sur le pourtour de petites cryptes, qui correspondent à autant d'enfoncements de l'épiderme, et qui communiquent librement avec l'extérieur par un

orifice : les cellules épidermiques interposées aux stomates (*g*) sont prolongées en poils, qui s'enchevêtrent dans la crypte, disposition protectrice, de nature à modérer la transpiration.

En examinant de face un lambeau d'épiderme de feuille (fig. 231, *h*), on remarque que les cellules qui entourent immédiatement les stomates sont, chez diverses plantes, plus petites que les cellules épidermiques normales : on les qualifie de *cellules stomatiques annexes*. Ces cellules procèdent, tantôt de la même cellule mère que le stomate lui-même (fig. 230), tantôt des cellules épidermiques adjacentes (fig. 231).

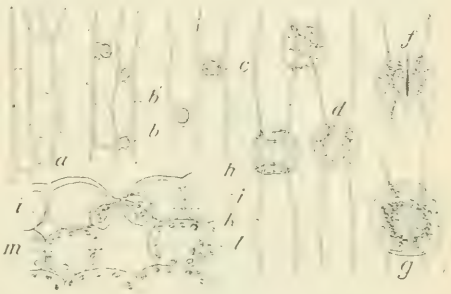


Fig. 227. — Stomates d'Iris (*I. pumila*). *a*, épiderme jeune avant l'apparition des cellules mères ; *b*, cellule mère du stomate, détachée de *b'* ; *c*, le noyau se dédouble ; *d*, une cloison sépare les deux cellules stomatiques ; *i*, cellules stomatiques, recouvertes jusqu'en *h* par *k*, cellules épidermiques (recouvrement non reproduit en *d*) ; *l*, parenchyme chlorophyllien ; *m*, chambre sous-stomatique ; *f*, stomate sans ostiole ; *g*, avec ostiole (sans le contour des cellules recouvrantes) (gr. : 300) (Strasburger).

Dans la majorité des plantes, le nombre des stomates est compris entre 50 et 200 par millimètre carré ; il peut s'élever jusqu'à 600 (Olivier) et même à 700 (Chou). Leur surface est presque toujours inférieure à un millième de millimètre carré.

2° Structure. — Le *contenu* des cellules stomatiques (fig. 224, I) toujours, plus abondant que celui des cellules épidermiques ordinaires, comprend régulièrement des chloroleucites, serrés autour du noyau et pourvus de fins granules amylacés. Aussi les stomates tranchent-ils nettement, par leur teinte verte et leur forme ovale, dans un lambeau d'épiderme examiné à plat sous le microscope (fig. 209).

Dans les organes âgés, les granulations incluses dans les corps chlorophylliens des stomates se colorent souvent en rouge brun, et non en bleu, vraisemblablement par suite de la transformation de l'amidon en amylodextrine.

La *membrane* des cellules stomatiques est cutinisée sur la face extérieure, comme celles des cellules épidermiques ordinaires (fig. 224, *a*) ; la cuticule se prolonge en outre sur la paroi de l'ostiole (*b*).

Fréquemment les deux bords ou *lèvres* externes de l'ouverture stomatique sont plus fortement épaissis que le reste de la membrane ; ces lèvres font alors saillie, en manière d'arêtes arquées (fig. 224, II, *a*), aptes à protéger la plante contre la

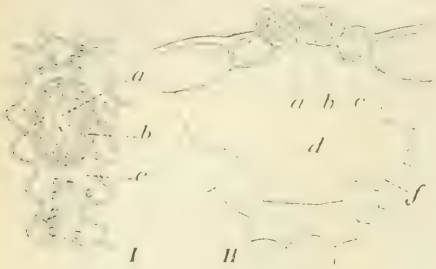


Fig. 228.

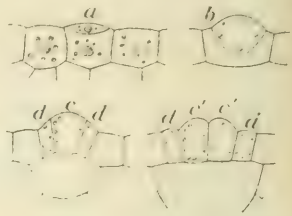


Fig. 229.

Fig. 228. — I, *b*, stomate d'Ancimie (*Ancimia fraxinifolia*, Fougère), vu d'en haut ; *a*, ostiole ; *c*, cellule-mère enveloppante avec chloroleucites (gr. : 200). — II, coupe transversale du même stomate ; *d*, chambre sous-stomatique ; *f*, parenchyme vert (gr. : 300) (Strasburger).

Fig. 229. — Développement du stomate précédent. — *a*, cloison courbe dans la cellule épidermique ; *b*, cellule mère du stomate agrandie ; *c*, la même cellule, touchant la paroi interne de la cellule mère et donnant les deux cellules stomatiques *c'* ; *d*, *d*, cellule annexe enveloppante. (gr. : 350) (Hildebrand).

dessiccation. Les bords internes de l'ostiole peuvent, eux aussi présenter une semblable arête d'épaississement (*b*) ; mais ces arêtes intérieures restent d'ordinaire moins apparentes que les précédentes.

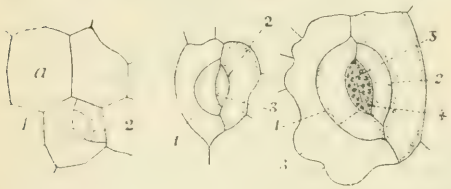


Fig. 230. — Développement des stomates de *Cibotium Schiedei* (Fougère). — *a*, cellule épidermique ; de *1* à *5*, ordre d'apparition des cloisons ; *1*, cloison séparant la cellule-mère du stomate (ombrée) ; 5, stomate à ostiole non encore ouverte, entouré de quatre cellules annexes (gr. : 400) (Hildebrand).

La partie la plus rétrécie de l'ostiole se trouvant vers le milieu, à cause de la convexité des membres en regard, il en résulte que, de face, le stomate offre deux boutonnières concentriques (fig. 224) : l'extérieure (*a*) correspond aux deux arêtes d'épaississement superficielles, et l'intérieure (*a'*) à l'ostiole proprement dite, qui est un peu plus profonde et plus étroite.

3° **Origine.** — Un stomate procède d'une seule cellule de l'assise superficielle de la tige ou de la feuille en voie de développement (fig. 227).

a) Dans le cas le plus simple, celui où le stomate n'est pas accompagné de cellules annexes (Jacinthe...), la cellule mère (fig. 227, *b*), détachée d'une cellule épidermique (*a*), se divise diamétralement en deux, suivant les règles ordinaires de la division cellulaire (*c*, *d*, *f*). Après quoi, la cloison séparatrice se dissocie, par gélification des principes pectiques de la lame moyenne et s'ouvre pour constituer l'ostiole (*g*). Peu à peu la paroi externe des deux cellules et celle de l'ostiole se cutinisent et acquièrent leurs caractères définitifs.

b) Lorsqu'il y a des cellules annexes, ces dernières proviennent, tantôt de cloisonnements préalables de la cellule mère (Bourrache, Lamier...), tantôt de cloisonnements des cellules adjacentes à la cellule mère du

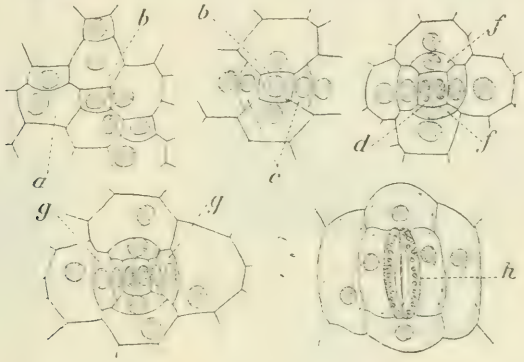


Fig. 231. — Développement des stomates de *Commelina communis*. — *a*, cellules épid. de face ; *b*, cellule mère stomatique ; *c*, *f*, *g*, formation successive de six cellules annexes, aux dépens des cellules épiderm. ambiantes ; *d*, les deux cellules stomatiques ; *h*, stomate constitué (gr. : 450) (Strasburger).

stomate (Conifères). Les figures 230 et 231 indiquent les principaux stades du développement dans chacun de ces deux derniers modes.

Relation des stomates avec les cellules épidermiques. — Les stomates ne confinent pas toujours, comme dans les cas précédents, à deux ou plusieurs cellules épidermiques.

Dans la très grande majorité des Fougères, la cellule mère se divise en deux par une cloison en forme de verre de montre (fig. 229, *a*), appliquée seulement contre la face libre de cette cellule, et c'est la petite cellule ainsi isolée qui, accrue peu à peu jusqu'à la face opposée (*b*, *c*), constitue les deux cellules stomatiques (*c'*) par une simple subdivision, suivie de dissociation. Le stomate se trouve ainsi entouré par le reste de la cellule mère (*dd*), qui représente une *cellule annexe enveloppante* : de face, il apparaît comme isolé dans cette dernière (fig. 228, *b*).

Chez d'autres Fougères, la cloison en verre de montre s'établit sur une face radiale de la cellule mère, et non sur la face libre. C'est ce que l'on observe, par exemple, dans le genre *Cibotium* (fig. 230), où le stomate (*5*) se trouve en définitive entouré de quatre cellules annexes.

4° Stomates aérifères : stomates aquifères. — Les stomates dont il a été parlé jusqu'ici assurent simplement les échanges

gazeux et ont été pour cette raison qualifiés de *stomates aérifères*. Ce sont de beaucoup les plus nombreux.

D'autres stomates (fig. 232, 234), localisés sur le bord des feuilles à l'extrémité de fines nervures, ou encore sur certains nectaires, offrent autour, ou même à la place de la chambre aérienne, un parenchyme de petites cellules, l'*épithème*, *h*, très

Fig. 232.

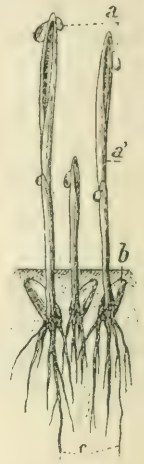


Fig. 233.

Fig. 232. — Coupe d'un hydathode de la feuille de *Rochea coccinea*. — *a*, stomate aquifère ; *b*, ostiole toujours ouverte ; *c*, cellules annexes ; *d*, épiderme ; *f*, parenchyme chlorophyllien ; *g*, coupe d'un fascicule ligneux et terminaison d'un rameau à la base de *h*, tissu aquifère incolore (De Bary).

Fig. 233. — Germination de Blé. — *a*, gouttelettes exsudées, la plantule étant sous cloche ; *a'*, seconde feuille ; *b*, albumen ; *c*, racines (gr. nat.).

riche en eau, et auquel aboutissent quelques vaisseaux *g* : ces cellules se distinguent du parenchyme normal de la feuille, non seulement par leur taille moindre, mais encore parfois par l'absence de chlorophylle. L'ostiole de ces stomates est toujours ouverte, parfois très largement (Colocase).

Ce sont là des *stomates aquifères*. Ils sont le siège, toutes les fois que la pression intérieure devient suffisante, d'une émission d'eau tenant en dissolution diverses substances, notamment du sucre ; dans ce dernier cas, le liquide exsudé constitue le *nectar* (voy. *Sudation*).

L'ensemble formé par le stomate aquifère, la chambre, si elle existe (fig. 234, *c*), et l'épithème, a reçu le nom d'*hydatode*.

On trouve des *stomates aquifères isolés*, à l'extrémité des

lobes foliaires de la Primevère, du Fuchsia, etc.; *réunis par groupes* dans diverses Composées et Ombellifères, dans la Violette, le Ményanthe, la Villarsie (fig. 234). Dans la large feuille de la Colocase, ils sont localisés à la pointe du limbe et d'ailleurs particulièrement remarquables par l'abondance du liquide qu'ils émettent pendant la nuit (voy. *Sudation*).

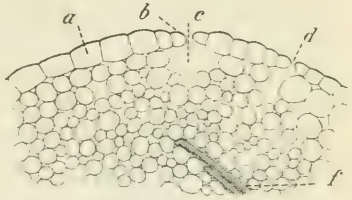


Fig. 234. — Coupe transversale du bord de la feuille de *Villarsia parnassifolia*. — *a*, épiderme ; *b*, stomate aquifère ; *d*, ostiole ; *c*, chambre sous-stomatique ; *f*, une des terminaisons de la nervure dans l'épithème, à petites cellules méatiques. (On n'a pas représenté le parenchyme environnant à cellules plus grandes) (Perrot).

Il faut remarquer que l'exsudation d'eau peut s'effectuer par de simples *déchirures* ou *destructions locales* d'épiderme (fig. 451, *a*), normales ou accidentelles, qui se constituent, sans épithème, au niveau d'un méat comparable à une chambre sous-stomatique; comme dans le cas précédent, quelques vaisseaux (*b*) viennent se terminer contre la paroi du méat.

Le Blé, par exemple, offre un ou deux orifices de ce genre, au sommet de ses feuilles (fig. 233, *a*).

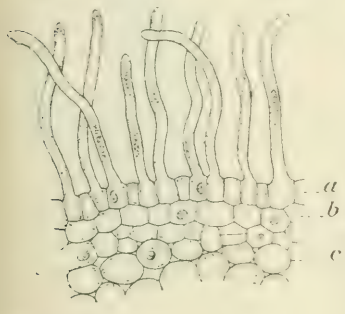


Fig. 235. — Écorce primaire de racine jeune. — *a*, assise pilifère ; *b*, future assise subéreuse ; *c*, parenchyme cortical proprement dit (gr. : 100).

10. — Tissu absorbant. — Ce tissu est localisé chez les plantes vasculaires à la surface des racines (fig. 298, *b*), à petite distance du sommet.

Il consiste en une simple assise de cellules, toutes ou presque toutes allongées en poils, d'où son autre nom d'*assise pilifère* (fig. 235, *a*). Son rôle est, d'une part, d'*absorber*, par osmose, l'eau terrestre et les principes nutritifs (sels...) qu'elle contient en dissolution; d'autre part, de *digérer* les aliments insolubles (phosphate de calcium, p. 503), préalablement à leur absorption, par le moyen d'une excrétion acide (voy. *Digestion*).

Dans le Passerage, le Ricin, etc., l'assise pilifère s'étend sur une longueur de quelques centimètres à peine; ailleurs

(Blé, Brome, Ivraie) sur une étendue beaucoup plus considérable, comme on le constate facilement en faisant développer les racines de ces diverses plantes dans l'eau.

On verra ultérieurement que les poils absorbants n'ont qu'une existence éphémère : les plus anciens se flétrissent, à mesure que d'autres se constituent, près du sommet de la racine, par allongement des cellules superficielles.

II. — Tissu sécréteur. — Les éléments du tissu sécréteur, ordinairement dépourvus de chlorophylle, ont pour rôle spécial d'élaborer dans leur protoplasme certains produits, tels qu'essences et résines, que la plante n'utilise plus ultérieurement, du moins comme aliment, et qui se trouvent ainsi constituer, en fait, des produits d'excrétion (voy. *Sécrétion*).

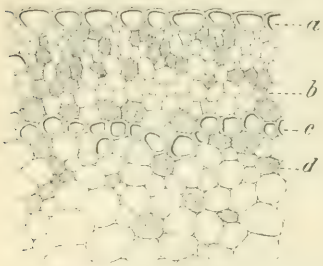


Fig. 236. — Portion de coupe transversale de racine de *Posidonia Caulini* (Monocot. marine). — *a*, assise pilifère lignifiée; *b*, *d*, cellules sécrétrices avec substance brune, isolées ou par petits groupes : la sclérose, figurée en *c*, s'étend aussi au parenchyme plus extérieur (Sauvageau).

Tantôt le produit sécrété reste inclus dans la cavité cellulaire où il a pris naissance (essence de Valériane, fig. 244 ; Posidonie, fig. 236) ; tantôt il est au fur et à mesure déversé dans des espaces intercellulaires (canaux sécréteurs des Conifères, fig. 249 ; poches sécrétrices, fig. 253), ou même au dehors (sécrétion digestive de la Grassette, du Rossolis).

Le tissu sécréteur peut consister : 1° en *cellules isolées* ou réunies par petits groupes ; 2° en *files cellulaires ;* 3° en *assises sécrétrices ;* 4° en *massifs sécréteurs ;* 5° enfin en *articles* ou *tubes continus*.

On désigne parfois les cellules sécrétrices isolées, et plus spécialement les massifs sécréteurs, sous le nom de *glandes*.

1° Cellules sécrétrices isolées. — Dans le plus grand nombre des cas, les cellules sécrétrices isolées, ou réunies par petits groupes, appartiennent à l'épiderme, où elles donnent lieu spécialement aux poils sécréteurs.

a La famille des Labiées (Menthe, Thym...) offre de nombreux exemples de *poils glandulaires*. Les quatre ou huit cellules sécrétrices, qui terminent d'ordinaire le poil, sont très

dilatées (fig. 238, *f*), et l'essence (*d*) s'accumule toujours sous la cuticule, qui se distend de plus en plus, et parfois même se déchire.

Dans la Lavande (fig. 237 *bis*, *a*), on trouve quatre cellules terminales sécrétrices, et le pédicule fort court de la glande est

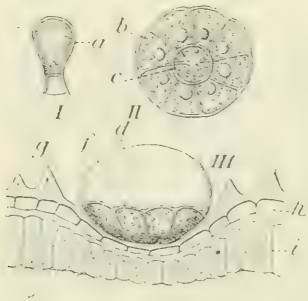
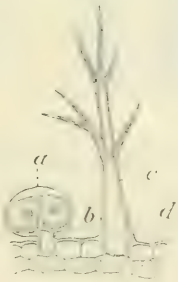


Fig. 238.



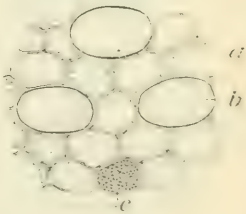


Fig. 237. Fig. 237 *bis*. Fig. 239.

Fig. 237. — Lavande (*Lavandula Spica*) (grand. nat.).

Fig. 237 *bis*. — *d*, épiderme de feuille de Lavande ; *a*, glande quadricellulaire à essence ; *b*, pied unicellulaire ; *c*, poil rameux (gr. : 150).

Fig. 238. — Glande de Thym. — I, jeune ; III, adulte ; *f*, cellules sécrétrices ; *d*, essence ; *hg*, épiderme ; II, face inf. (v. *Légende*, fig. 190).

Fig. 239. — Ecorce de Quinquina ; *a*, cell. corticales ; *b*, à mucilage ; *c*, oxalifères.

unicellulaire ; dans le Thym (fig. 238), les cellules sécrétrices (III, *f*), plus nombreuses, forment un petit plateau sur la cellule de base (*c*), et, comme à l'ordinaire, l'essence (*d*) s'accumule entre la cuticule soulevée et la portion cellulosique de la membrane.

Il faut remarquer que ce n'est pas le protoplasme des cellules sécrétrices des poils glandulaires qui renferme l'essence : cette dernière se constitue dans la membrane même, comme il sera dit plus loin pour les poches sécrétrices.

Aux poils sécréteurs se rattachent les poils unicellulaires de l'Ortie (fig. 212, *6*), dont le suc est riche en acides organiques (acide formique) ; ceux de la Grassette (*Pinguicula*),

Fig. 240.

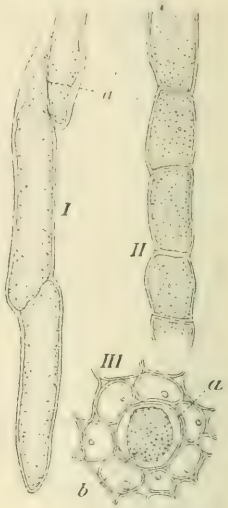


Fig. 241.

Fig. 240. — Réseau laticifère cloisonné de la racine du Pissenlit (*Taraxacum Dens leonis*) (gr. : 200).

Fig. 241. — I, laticifères articulés à gutta-percha d'un entre-nœud de *Palaquium argentatum* : *a*, terminaison en pointe de deux laticifères. — II, laticifère à cellules courtes d'un nœud de *Palaquium Gutta*. — III, section transversale ; *a*, laticifère, avec anneau de cellules de parenchyme ; *b*, latex coagulé (Chimani).

dont la tête pluricellulaire (fig. 217, *h*) élabore et laisse exsuder un suc diastasique ; enfin les poils du Castilloier élastique, qui renferment des goutelettes de latex (*caoutchouc*), comme les tubes laticifères intérieurs de cette même plante.

b) Des cellules sécrétrices isolées (*glandes unicellulaires*), disséminées dans les parenchymes, se rencontrent dans le Cannellier : les cellules à essence, plus larges que les autres, sont surtout nombreuses dans l'écorce, et leur contenu très dense est imprégné d'une huile essentielle, riche en aldéhyde cinnamique (C^9H^8O). Dans le Camphrier, autre Laurinée, le camphre ($C^{10}H^{16}O$) est élaboré par des cellules peu différentes

des cellules ordinaires du parenchyme ; cette essence solide se concrète dans les espaces intercellulaires, d'où on l'extrait par la distillation de l'écorce et du bois.

Citons encore les longues cellules fusiformes (fig. 239, *b*) de l'écorce des Quinquinas (*Cinchona*), remplies d'une sorte de latex ; les cellules tannifères du parenchyme (moelle...) du Sureau (fig. 149, *a*), et par extension les cellules à raphides ou autres cristaux d'oxalate de calcium (écorce d'*Ipecacuanha*, Aloès) (fig. 239, *c*).

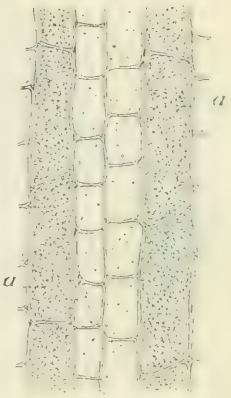


Fig. 242. — *a*, laticifères articulés simples de l'Oignon (*Allium Cepa*).

2° **Files sécrétrices.** — Les cellules sécrétrices disposées par files simples ou rameuses sont fréquentes.

Bornons-nous à citer les *files laticifères simples* de la Chélidoine, gorgées d'un *latex* jaune, celles de diverses Liliacées (Oignon, fig. 242), à contenu granuleux épais, sans chlorophylle, rappelant aussi un latex ; les *files sécrétrices anastomosées en réseau* des Composées liguliflores (fig. 240) (Chicorée, Salsifis, Pissenlit, Seneçon) : le latex du Laiteron (*Sonchus oleraceus*) renferme de la cire, des corps gras, et jusqu'à 10 p. 100 de caoutchouc.

Des réseaux sécréteurs cloisonnés se rencontrent aussi dans le Pavot, notamment dans la capsule du Pavot somnifère, où ils élaborent un latex, qui, durci et bruni à l'air, constitue l'*opium*, riche en alcaloïdes (morphine...).

Il y a lieu de mentionner ici les *plantes à gutta-percha*, de la famille des Sapotacées (*Palaquium*, *Achras Sapota*...) : elles sécrètent la gutta-percha dans des laticifères courts (fig. 241), ordinairement terminés en massue au contact des cellules adjacentes et divisés transversalement par des cloisons dont la portion moyenne est amincie au point de ne constituer qu'une fine pellicule, et parfois même est perforée. Ces files laticifères cheminent dans les entrenœuds de la tige les unes à la suite des autres, souvent contiguës (I, *a*) ; mais elles restent sans communication avec les files voisines. Au niveau des nœuds (II), elles sont beaucoup plus courtes.

3° **Lames sécrétrices.** — L'*épiderme*, fréquemment sécré-

teur par ses poils, peut l'être aussi dans toute son étendue en l'absence de ces appendices. Dans divers bourgeons (Peuplier, Marronnier...), par exemple, la matière oléorésineuse qui enduit les écailles protectrices est d'origine épidermique et transsude directement au travers de la cuticule.

Dans les Saxifrages, dans quelques Plombaginées (fig. 243), le produit émis de la sorte par les glandes épidermiques (*a*) de la feuille est imprégné de sels calciques et se répand sur

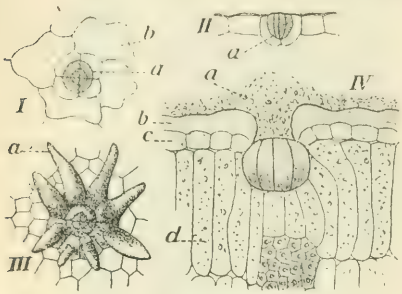


Fig. 243.

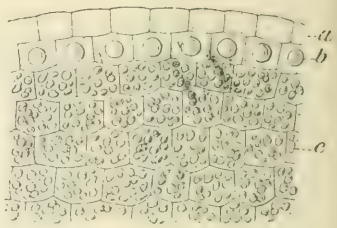


Fig. 244.

Fig. 243. — Glandes calcarigènes des Plombaginées. — I, II, *a*, glande de *Plumbago Larpentae* (face et coupe), née d'une cellule épidermique et entourée de quatre petites cellules annexes. — III, glande de *Statice pruinosa*, avec cellules annexes (*a*), prolongées en poils courts. — IV, feuille d'*Acantholimon bracteatum* ; *a*, écaille calcaire, excrétée par la glande et se continuant plus mince sur tout l'épiderme ; *b*, cuticule ; *c*, cellules épidermiques ; *d*, parenchyme palissadique et sclérenchyme (Volkens).

Fig. 244. — Racine jeune de Valériane. — *a*, assise superficielle ; *b*, assise sécrétrice avec gouttelettes d'essence ; *c*, parenchyme incolore amylifère.

toute la surface, où il se concrète par la dessiccation. Ailleurs, il consiste en cire (Palmiers à cire, fig. 44, II).

Dans la jeune racine de Valériane, c'est l'assise la plus extérieure de l'écorce (fig. 244, *b*), sous-jacente à l'assise superficielle, qui se consacre à l'élaboration de l'essence, riche en acide valérique et caractéristique de cette plante.

Souvent les lames sécrétrices se constituent en manière de plaquettes ou *écailles*, à l'extrémité de poils massifs courts.

Citons, notamment, les glandes disséminées sur les bractées des cônes femelles du Houblon (fig. 245), ainsi que sur les fruits, dont elles se détachent facilement à la maturité sous forme d'une poudre jaune, le *lupulin* : l'essence qu'elles renferment, jointe au principe tonique et amer du suc, font précisément intervenir le Houblon comme aromate dans la fabrication de la bière.

Le pédicule de ces glandes (I, *c*) est court et cloisonné ; la tête comprend une lame pluricellulaire, plane ou concave (*d*), qui sécrète la matière oléorésineuse. Celle-ci, au fur et à mesure qu'elle transsude au travers de la portion cellulosique de la membrane, soulève la cuticule (*f*), qui bientôt coiffe la tête en manière de dôme.

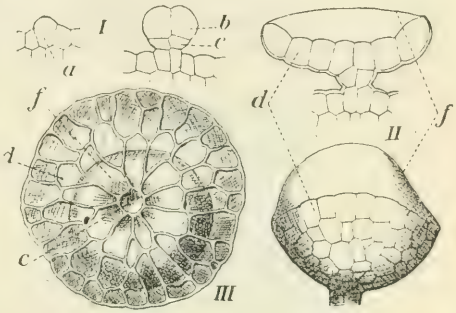


Fig. 245. — Poils sécréteurs ecailleux (*lupulin*) du Houblon (*Humulus Lupulus*). — I, *a*, cellule mère ; *b*, ébauche de l'écaille ; *c*, pied et, au-dessous, base. — II, poil adulte ; *d*, lame cellulaire concave (en haut en coupe) ; *f*, cuticule soulevée par le liquide sécrété, qui occupe la cavité. — III, poil vu par la face inférieure (gr. : 250) (Tschirch).

La cellule épidermique (I, *a*), qui donne naissance à la glande, se cloisonne d'abord transversalement, après s'être allongée, pour séparer une cellule basilaire, de même hauteur que les cellules épidermiques ordinaires ; après quoi, la cellule libre se divise à son tour en

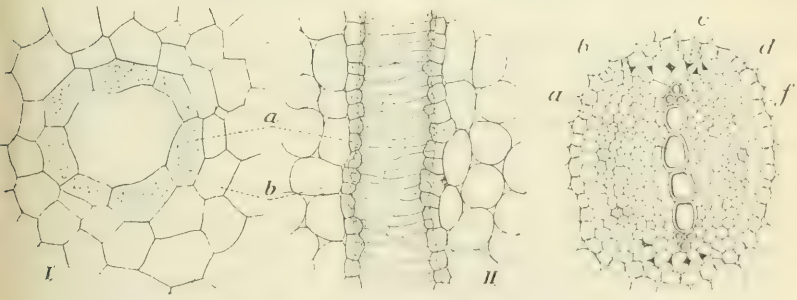


Fig. 246. Fig. 247.

Fig. 246. — I, coupe transversale d'un canal sécréteur de la racine de Férule (*Ferula tingitana*, Ombellifère) ; *a*, cellules sécrétrices ; *b*, parenchyme. — II, coupe longitudinale (Tschirch).

Fig. 247. — Coupe transversale du cylindre central d'une racine jeune d'Héliosciade (*Heliosciadium nodiflorum*, Ombellifère). — *a*, les deux faisceaux ligneux, unis en bande diamétrale ; *b*, endoderme ; *d*, péricycle ; *c*, *f*, canaux sécréteurs péricycliques (en noir, la cavité avec l'essence) (Gérard).

deux autres, dont l'inférieure formera le pédicule (I, *c*), et la supérieure la tête (I, *b*).

4° Canaux sécréteurs. — La forme la plus ordinaire des

lames cellulaires sécrétrices est celle des *canaux sécréteurs*. Ce sont des lames cylindriques de cellules (fig. 246), étendues d'un bout de la plante à l'autre (*canaux sécréteurs proprement dits*), ou seulement sur une longueur limitée (*poches sécrétrices*), et c'est dans la cavité axile (fig. 249, *c*) que s'accumulent, pour y subsister indéfiniment, les produits élaborés

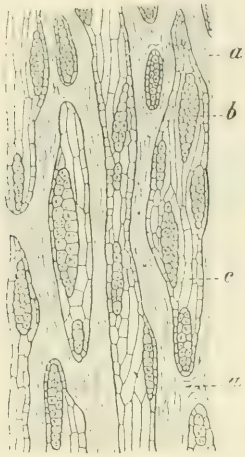


Fig. 248.

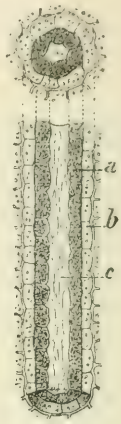


Fig. 249.

Fig. 248. — Coupe longitudinale tangentielle, passant par un cercle de canaux oléorésineux du bois jeune du Copaïvier (*Copaifera officinalis*). — *a*, réseau de canaux sécréteurs avec baume (*baume de Copahu*) ; *b*, section des rayons médullaires ; *c*, fibres ligneuses non encore épaissies (gr. : 50) (Guignard).

Fig. 249. — Canal sécréteur d'Epicéa (*Picea vulgaris*). — *a*, cellules sécrétantes (cercle unique) ; *b*, parenchyme avec amidon ; *c*, térébenthine. En haut, coupe transversale (gr. : 200).

par les cellules de bordure ; ces dernières forment une assise simple, quelquefois double.

Les canaux sécréteurs, ordinairement indépendants les uns des autres, peuvent aussi *s'anastomoser en réseau*, comme dans le genre *Copaifera* (Légumineuse, fig. 248, *a*).

Les cellules sécrétrices renferment un corps protoplasmique dense (fig. 249, *a*), ordinairement dépourvu de chlorophylle et d'amidon ; aussi, tranchent-elles nettement, dans les parenchymes verts, avec les cellules avoisinantes, d'ailleurs presque toujours plus larges qu'elles.

C'est dans des canaux sécréteurs que s'accumule la *térébenthine* des Conifères (Pin, Sapin, fig. 249) ; les *essences* des Ombellifères (Persil, Héliosciade, fig. 247, *c*, *f*) ; les *gommes-*

résines des Térébinthacées, comme le mastic du Lentisque (*Pistacia Lentiscus*), la térébenthine de Chio du Térébinthe (*P. Terebinthus*), l'encens des *Boswellia*, la myrrhe des *Balsamodendron*; le *baume de Tolu* et le *baume du Pérou* des *Toluifera*, ainsi que le *baume de Copahu* des Copaïviers (*Copaifera*) (fig. 248) (Légumineuses).

La composition de ces divers produits d'excrétion a été précédemment étudiée (p. 153).

Dans les méristèmes, les canaux sécréteurs sont représentés chacun par une simple file de cellules (fig. 252, I, *a*). Celles-ci

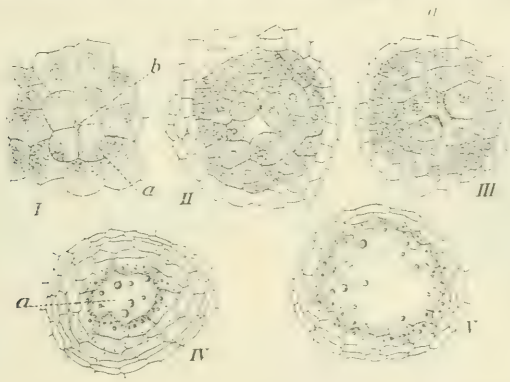


Fig. 250. — Poches sécrétrices du Citronnier (*Citrus Aurantium*). — I, état très jeune; *a*, cellules issues de la cellule mère; *b*, ébauche de la cavité schizogène. — II, les cellules sécrétrices sont multipliées. — III, *a*, apparition des calottes oléigènes. — IV, *a*, poche agrandie par fonte. — V, poche à peu près mûre avec essence et débris de cellules (Sieck).

se cloisonnent ensuite longitudinalement, mais à divers degrés : ainsi, il peut ne se produire qu'une seule cloison, auquel cas, d'ailleurs très rare, le canal n'a que deux rangées de cellules : le plus ordinairement, il se produit deux cloisons en croix, ce qui donne lieu à quatre files cellulaires (I, *b*). Dans tous les cas, c'est par dissociation des cellules le long de l'axe, en un mot, par *voie schizogène*, que se constitue le canal (I, *c*).

Fréquemment, des cloisons radiales viennent ensuite augmenter le nombre des files cellulaires, et même des cloisons tangentielles peuvent multiplier le nombre des assises du canal (Lentisque ; Pin).

Dans certains Pins (P. maritime), l'assise sécrétrice unique est entourée d'une assise de cellules lignifiées (fig. 564, *c*), à membranes fortement épaissies, qui séparent le canal et son produit résineux d'excrétion du reste de la plante. Toutefois,

ces cellules lignifiées peuvent manquer aux feuilles primordiales (p. 315 et 329), et un changement de milieu peut empêcher la lignification de se produire dans les canaux des feuilles définitives (voy. *Influence du milieu*, fig. 365). Chez les plantes où cette lignification de l'assise externe est précoce, les membranes de certaines cellules restent amincies pendant quelque temps, pour faciliter l'accès des matières premières qui alimentent la sécrétion, et ne s'épaississent que plus tard.

Une forme particulière de canaux sécréteurs est celle des Laminaires; leur développement sera étudié à propos des Algues.

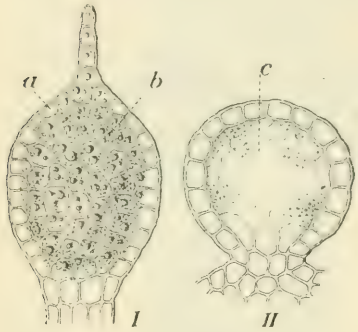


Fig. 251. — Poil sécréteur massif d'un pétale de la Fraxinelle (*Dictamnus albus*) (Rutacées). — I, avant la maturité; *a*, épiderme; *b*, cellules sécrétrices avec huile essentielle. — II, mûr; *c*, poche à essence avec débris de cellules (Martinet).

La situation des canaux sécréteurs, constante dans certaines espèces, et même dans des genres et familles (canaux péricycliques des Ombellifères, fig. 247, etc.), fournit des caractères importants de classification, comme il sera dit à l'étude des membres (p. 368).

5° Massifs sécréteurs. — La famille des Myrtacées (Eucalypte, Eugénia ou Giroflier) et celle des Rutacées (Citronnier, Rue, fig. 189, Pilocarpe) offrent respectivement les deux formes typiques de ce tissu, et même les essences de ces plantes sont exclusivement élaborées par des massifs cellulaires intérieurs, et non par des canaux.

Développement. — 1° Les *glandes* ou *poches à essence des Rutacées*, par exemple celles du péricarpe du citron (fig. 250), ou celles des poils massifs de la Fraxinelle (fig. 251), se développent de la manière suivante.

Dans le fruit jeune du Citronnier, certaines cellules spéciales du parenchyme sous-épidermique, reconnaissables à leur contenu plus dense et plus sombre (fig. 250, I, *a* et fig. 189, I, *b*), se cloisonnent activement et donnent lieu chacune à un massif de cellules productrices d'huile essentielle. Puis les cellules centrales de chaque massif se dissocient et s'écartent

les unes des autres, par gélification de leur lame moyenne, ce qui donne l'ébauche première de la poche (fig. 250, II et 252, I) ; en même temps, leurs membranes se gonflent (III, *a*).

Or, l'essence *prend naissance dans l'épaisseur même de ces membranes gonflées* (fig. 252, III, *b*, *c*) ; elle se répand ensuite dans la cavité de la glande par rupture et diffluence de ces dernières (*a*), et le contenu cellulaire lui-même vient s'y mêler.

La sécrétion de l'essence est liée ici, on le voit, à une *fonte cellulaire*.

A leur tour, les cellules périphériques du massif (fig. 250,

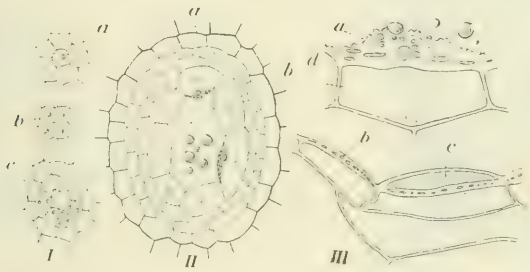


Fig. 252. — I, II, poche sécrétrice corticale de *Myoporum parvifolium*. — I, *a*, cellule mère ; *b*, la même, divisée en quatre ; *c*, apparition de la poche. — II, *a*, épaississement de la paroi des cellules sécrétrices et noyau adjacent ; *b*, poche en voie de développement avec huile essentielle (gr. : 100). — III, *M. acuminatum* ; *a*, épaississement gélifié avec gouttes d'huile ; *d*, cellule sécrétrice dont il dépend ; *c*, épaississement avec amas d'huile ; *b*, état moins avancé, avec gouttes d'huile (gr. : 200) (Briquet).

IV, V), aplaties tangentiellement et disposées assez régulièrement en assises concentriques, subissent la même transformation. En sorte qu'à la maturité, le massif cellulaire originel se trouve remplacé par une *poche*, remplie d'huile essentielle, avec, çà et là, à la périphérie surtout, des débris de cellules qui ont résisté à la liquéfaction.

On voit, en résumé, que les poches glandulaires des Rutacées se constituent dans une première phase suivant le *mode schizogène*, c'est-à-dire par écartement de cellules, comme un canal sécréteur, mais qu'elles n'arrivent à l'état définitif que par un *développement lysigène*, c'est-à-dire par fonte cellulaire ; elles sont, en un mot, de nature mixte ou *schizolysigène*.

Il faut remarquer que les canaux sécréteurs de certaines espèces se développent d'une manière analogue, et non simplement par voie schizogène : c'est le cas pour les Simarou-

bées. Anacardiées. Diptérocarpées, où les canaux sont situés à la périphérie de la moelle de la tige et de la racine, ainsi que dans la partie supraligneuse des méristèles de la feuille.

2° Les *poches à essence des Myrtacées* (fig. 253, 254) se constituent, au contraire, comme les canaux sécréteurs en général, dont elles représentent une forme courte, par simple écartement de cellules et gonflement des membranes limitantes de la poche (fig. 254, *d*), sans fonte cellulaire consécutive : elles sont donc *exclusivement schizogènes*.

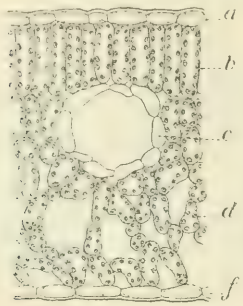


Fig. 253.

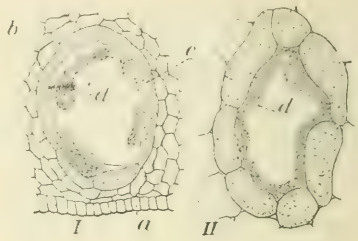


Fig. 254.

Fig. 253. — Coupe transversale de feuille d'Hypericum (*H. calicynum*). — *a*, *f*, épiderme ; *b*, *d*, parenchyme palissadique et parenchyme lacuneux ; *c*, cellules sécrétrices unisériées, aplaties, de la poche à essence (gr. : 100).

Fig. 254. — Poche sécrétrice de feuille du Giroflier (*Eugenia Pimenta*). — I, *a*, épiderme inférieur ; *b*, parenchyme ; *c*, cellules limitantes unisériées de la poche ; *d*, épaississements mucilagineux de la paroi interne adhérents ou détachés. — II, les épaississements dans lesquels se produit l'essence apparaissent ici granuleux (gr. : 300) (Lutz).

On constate même chez elles une subérification tardive des membranes des cellules sécrétrices, qui se trouvent ainsi isolées des cellules actives ambiantes.

Ajoutons qu'entre les deux formes précédentes typiques de poches sécrétrices, on observe des formes intermédiaires.

6° **Articles sécréteurs : tubes laticifères.** — Quatre familles végétales, les Euphorbiacées (Euphorbe, Hévée), les Urticées (Figuier, Mûrier, Castilloier), les Apocynées (Nérion ou Laurier-Rose) et les Asclépiadées (Asclépiade) renferment dans leur parenchyme des tubes cylindriques, à contenu épais (*latex*), qui s'étendent en se ramifiant d'un bout de la plante à l'autre, sans jamais offrir de cloisons transversales, ni sans jamais s'anastomoser entre eux : ces éléments plurinucléés ont reçu le nom de *tubes laticifères* (fig. 255).

Leur membrane est épaisse, brillante, de nature cellulosique ; mais elle résiste plus à la putréfaction que la cellulose ordinaire, en présence du Bacille amylobacter.

Le latex, d'ordinaire blanchâtre, est un produit d'excrétion, tantôt riche en résine (Euphorbe résinifère du Maroc), tantôt en caoutchouc (Hévée du Brésil et de la Guyane, Castilloier élastique, Figuier élastique), tantôt en malophosphate de calcium (fig. 185), ainsi qu'en grains d'amidon de forme spéciale, en baguettes, en haltères, mais que la plante laisse là indéfiniment, sans les utiliser pour sa nutrition (Euphorbes cactiformes, fig. 255).

Le latex du *Carica papaya* contient un principe diastasique, la *papaïne*, voisin de la pepsine.

Le diamètre des tubes laticifères est d'ordinaire beaucoup plus petit que celui des cellules des parenchymes ambiants ; dans le Figuier et le Castilloier, par exemple, leur largeur varie entre 12 et 25 millièmes de millimètre seulement.

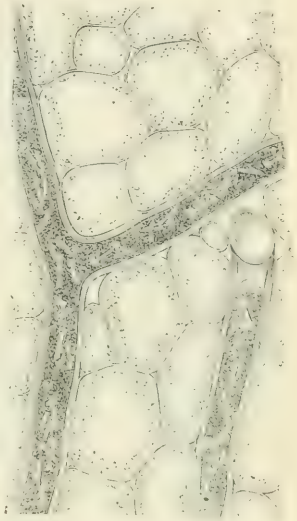


Fig. 255. — Tubes laticifères continus d'Euphorbe (*Euphorbia splendens*) avec grains d'amidon claviformes, non utilisés par la plante (gr. : 200).

Développement des tubes laticifères. —Dans l'embryon (fig. 256), les *cellules mères* ou *cellules initiales* des laticifères sont disposées à la périphérie du cylindre central, au niveau de l'insertion des cotylédons (I, *d*; II, *b*). Sur les coupes transversales, elles forment, tantôt une zone annulaire complète (IV), tantôt seulement des arcs paucicellulaires, généralement au nombre de quatre, chaque arc pouvant d'ailleurs se réduire à une initiale unique (I, *d*).

Au cours de la croissance de la plantule, les cellules de l'anneau laticifère s'allongent parallèlement à l'axe de la tige et émettent vers l'extérieur des branches tubuleuses, qui s'insinuent dans les interstices des cellules corticales ; de là, ces branches se ramifient (I, *b*), vers le bas dans la racine et vers le haut dans la tige et les feuilles, sans jamais se cloisonner (V).

Quand les initiales forment seulement des groupes séparés, il se produit d'abord des pousses laticifères tangentielles, qui s'enchevêtrent en plexus (III, *a*), sans toutefois se fusionner, et qui raccordent ainsi les groupes d'initiales les uns aux autres ; puis seulement prennent naissance les branches radiaires centrifuges précédentes.

Pendant ce développement, la masse protoplasmique des tubes s'ac-

croît, et les noyaux s'y multiplient; en même temps se constituent les produits dissous, émulsionnés ou figurés, qui en épaississent le contenu.

Un laticifère a donc la valeur d'une file de cellules, mais de cellules qui ne sont distinctes que par leurs noyaux, le cloisonnement cellulaire ayant fait défaut; un pareil élément représente, en un mot, un *article*, par opposition à une cellule, qui, elle, est uninucléée.

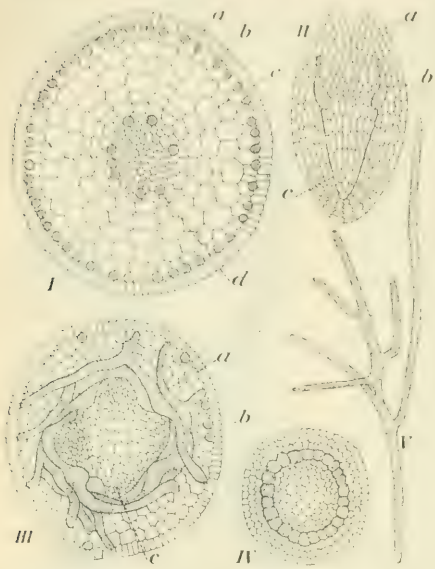


Fig. 256 à 260. — Origine des laticifères des Euphorbes. — I, coupe de tigelle d'*Euphorbia exigua*; *a*, épiderme; *b*, tubes latic. corticaux; *c*, parenchyme cortical; *d*, tubes centraux. — II, coupe longitudinale non axile d'un jeune embryon d'*E. Peplus*; *a*, cotylédons; *b*, branches laticifères cotylédonaires; *c*, radicule. — III, coupe transversale d'un embryon d'*E. Peplus*; *a*, laticifères avec branches corticales; *b*, section des laticifères corticaux longitudinaux, nés de ces dernières; *c*, méristème du cylindre central. — IV, coupe transversale d'un jeune embryon d'*E. falcata*, avec cercle continu de laticifères. — V, laticifère avec ses premières branches (gr. : 180) (Chauveaud).

Ajoutons que, dans la plante adulte, le nombre des laticifères est exactement le même que dans l'embryon. Seules, les ramifications se multiplient, à mesure que la plante s'accroît; d'où résulte à la longue pour un seul et même laticifère, surtout dans les espèces arborescentes, comme le Mûrier, un énorme développement, se chiffrant par centaines de mètres et même par kilomètres.

Les tubes laticifères constituent, on le voit, un remarquable exemple de structure continue, au sein d'une structure cloisonnée.

12. — Tissu criblé. — Le tissu criblé forme la portion essentielle du *liber* des plantes vasculaires, région anatomique comprise, dans la tige des Dicotylédones, entre le bois et l'écorce (fig. 269, *g*).

Ses éléments, nommés *tubes criblés*, s'étendent d'un bout de la plante à l'autre ; ils servent à la *conduction de la sève élaborée* (p. 539), qu'ils tirent du parenchyme vert des feuilles.

Un tube criblé (fig. 261, I) consiste en une file de cellules, tantôt cylindriques, tantôt prismatiques (Robinier, Cytise,

Gymnospermes, dont les cloisons transverses séparatrices sont transformées en *cribles*.

Le diamètre des tubes, très variable, est toujours beaucoup plus petit (fig. 266, *a*) que celui des vaisseaux du bois (*b*, *c*), auquel confine le liber ; parmi les plus larges, on remarque ceux de la Courge, qui atteignent jusqu'à $\frac{1}{20}$ de

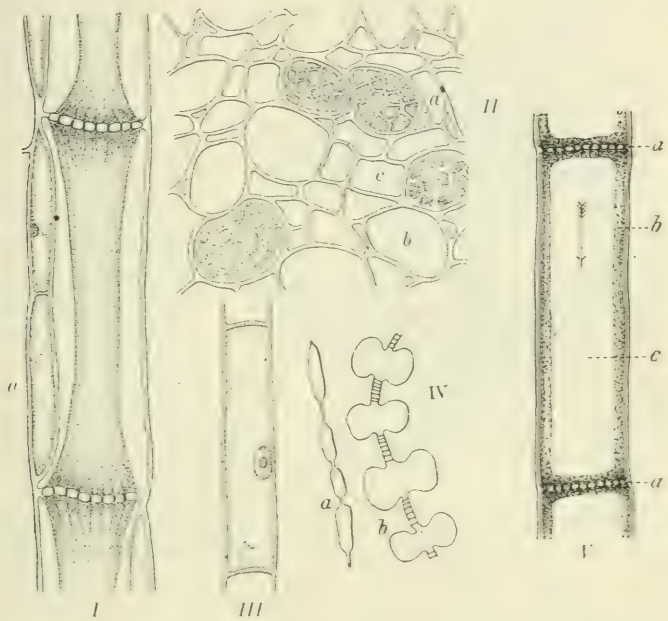


Fig. 261-265. — I, tube criblé de Courge en été (sans cal) avec sac protoplasmique contracté ; *a*, cellules annexes. — II, coupe transversale du liber de la Courge ; *c*, parenchyme libérien ; *b*, tubes criblés (quatre cribles sont figurés) ; *a*, cellules annexes (gr. : 400). — III, état jeune d'une cellule criblée, avec noyau et deux larges vacuoles ; les cloisons pectiques montrent la section des filaments cellulosiques inclus (Lecomte). — V, schéma d'une cellule criblée adulte ; *a*, crible ; *b*, sac protoplasmique pariétal sans noyau ; *c*, suc cell. — IV, *a*, portion de paroi transversale d'un tube criblé d'Ophioglosse (*Ophioglossum vulgatum*) ; *b*, la même, après action de l'acide sulfurique, montrant de fins canalicules dans les mailles (gr. : 400) (Poirault).

millimètre, puis ceux de la Vigne et du Ricin ($\frac{1}{30}$) : leur diamètre moyen est d'environ $\frac{1}{100}$ de millimètre.

Ordinairement isolés, les tubes criblés communiquent parfois entre eux par des anastomoses transverses (Datura, fig. 268, *d*).

1° Structure des cribles. — Un crible (fig. 261, I, II) est

constitué par une sorte de réseau saillant, formant relief sur les deux faces de la cloison et dont les mailles sont occupées par une membrane plus mince et plus molle. Cette dernière est tantôt perforée (Courge), ce qui fait de la cloison un véritable crible, tantôt continue (Gymnospermes).

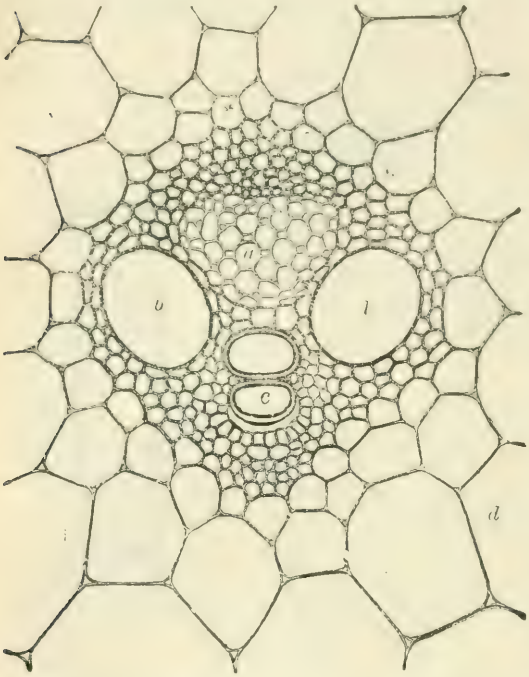


Fig. 266. — Coupe transversale d'un faisceau libéroligneux de la tige de la Canne à sucre (*Saccharum officinarum*). — *a*, faisceau libérien (tubes criblés); *bcb*, faisceau ligneux (4 vaisseaux), en forme de V, englobant le faisceau libérien; *b*, vaisseaux ponctués; *c*, vaisseaux spiralés; tout autour, du parenchyme sclérieux; *d*, parenchyme à membranes minces, à suc chargé de saccharose (gr. : 200).

Les perforations sont parfois réduites, dans chaque maille, à une série de canalicules extrêmement étroits (Fougères, fig. 261, IV; Impatiente...).

L'ensemble du crible constitue, on le voit, une *ponctuation composée*, dite encore *ponctuation grillagée*.

Le réseau saillant des cribles est de nature cellulosique, mais seulement dans la portion centrale de ses filaments, et en effet le chlorure de zinc iodé ne colore pas en bleu la partie superficielle. Celle-ci participe des propriétés de la substance plus molle des ponctuations et fixe, notamment, comme elle, le bleu d'aniline, que ne retient pas la cellulose : toute cette partie de la membrane est de nature essentiellement pectique et constitue ce que l'on a appelé le *cal*.

2° Dispositions du cal. — Le cal, on vient de le dire, forme les mailles des cribles, ainsi que la couche périphérique des bandelettes du réseau.

Dans diverses plantes (Tilleul, Vigne, Ronce), notamment celles dont les tubes criblés sont riches en principes nutritifs plastiques (albumine...), le cal primaire s'épaissit graduellement sur les deux faces du crible, surtout au niveau du réseau celluloso-pectique, de manière à constituer à la longue de

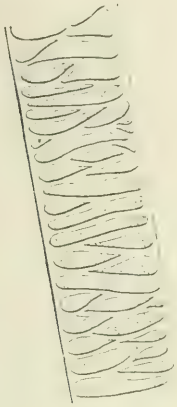


Fig. 267.

Fig. 268.

Fig. 267. — Portion de cloison transverse, très oblique, d'un tube criblé de Cyathée (*Cyathea medullaris*) avec nombreuses plages criblées (gr. : 400) (Poirault).

Fig. 268. — Coupe tangentielle de la tige de Datura (*Datura Stramonium*). — *b*, tubes criblés ; *d*, anastomose ; *a*, *a*, cellules annexes des tubes criblés ; *c*, parenchyme normal à lames moyennes pectiques (Molle).

véritables plaques calleuses (fig. 270, V, *a*), donnant au crible une surface ondulée, et où les perforations originelles sont réduites à de simples stries, si même elles ne deviennent pas complètement indistinctes. Dans la Courge, ces plaques atteignent souvent une épaisseur égale au diamètre des tubes.

Le bleu d'aniline imprègne nettement le cal, mais laisse intact le réseau cellulosique intérieur. Celui-ci peut être mis en évidence par le chlorure de calcium iodé, qui le colore, et lui seul, en rose.

C'est d'ordinaire à l'automne, au déclin de la végétation, que s'opère cette obstruction des pores des cribles par le cal (Vigne, Courge), tandis qu'au printemps suivant une résorption de ce revêtement les remet à découvert. Toutefois, dans certaines plantes (Tilleul, Rosier), le cal, une fois formé, persiste pendant toute l'année.

3° Répartition des plages criblées. Les cloisons transverses des tubes criblés sont tantôt normales à l'axe des tubes ou faiblement inclinées, tantôt au contraire très obliques, et par suite de grande surface.

Dans le premier cas (fig. 261, I), très fréquent chez les Monocotylédones et chez les Dicotylédones herbacées (Courge, Ronce,...), chaque cloison n'est occupée que par un *crible unique*, couvrant tout ou partie de la cloison.

Dans le second cas (fig. 270, I, II), plus particulièrement caractéristique des plantes ligneuses (Vigne, Chêne, Saule...), chaque cloison offre d'ordinaire *deux ou un plus grand nombre de plages criblées*, placées côte à côte transversalement; on trouve, par exemple, une dizaine de ces plages dans la Vigne.

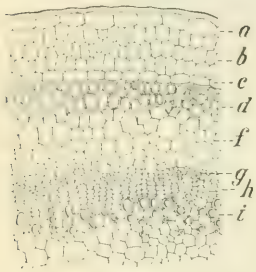


Fig. 269. — Coupe transversale de tige d'Œillet (*Dianthus plumarius*). — *a*, épiderme; *b*, écorce; *c*, endoderme; *d*, portion externe du péricycle, formant anneau scléreux; *f*, portion interne parenchymateuse; *g*, liber; *h*, méristème secondaire libéroligneux; *i*, faisceaux ligneux, unis en couronne (gr. : 80) (Morot).

Dans la Cyathée (*Cyathea medullaris* : Fougère), les cloisons sont tellement obliques (fig. 267) qu'elles mesurent jusqu'à vingt fois le diamètre du tube, et les plages criblées s'y comptent par centaines.

Les deux dispositions précédentes ne sont pas exclusives l'une de l'autre : le degré d'obliquité est en effet assez variable dans un seul et même faisceau de tubes criblés, pour qu'on puisse les trouver réunies côte à côte (tige de Vigne, Tilleul, Chêne).

Il est à remarquer que les tubes criblés des feuilles répondent toujours au type simple, à un seul crible par cloison, quelle que soit la forme de ceux des autres membres.

Ajoutons que les cribles n'existent pas seulement sur les cloisons transverses, mais fréquemment encore sur les parois longitudinales des tubes; là, ils assurent les communications osmotiques entre les tubes criblés et les cellules adjacentes de parenchyme (Vigne, Citrouille, Phragmite).

Partout ailleurs qu'au niveau des cribles, les parois longitudinales des tubes criblés sont de nature purement cellulosique.

4° Contenu des tubes criblés. — Le *protoplasme* des élé-

ments cellulaires des tubes criblés forme un simple revêtement pariétal (fig. 261. V, *b*), ordinairement mince, qui se prolonge sur les cloisons transverses ; il est animé de mouvements propres (courants longitudinaux de granules), qui attestent sa vitalité.

Quand les cribles sont perforés, la communication s'établit, entre les masses protoplasmiques des cellules criblées adjacentes, par des filaments très déliés qui traversent les pores. On a vu que de semblables communications paraissent exister aussi, dans certaines plantes, entre les cellules ordinaires de parenchyme (p. 34).

Le *noyau* manque d'ordinaire aux tubes criblés adultes (Vigne, Courge, Ophrys) ; on peut néanmoins le rencontrer, soit intact, comme dans la Balsamine (*Impatiens Japonica*) et plus rarement dans la Courge, soit en voie de résorption. Dans la Vigne, par exemple, le noyau des tubes criblés jeunes se gonfle au cours de la différenciation des cribles, en prenant un aspect vacuolaire ; bientôt il éclate sous la pression des sucs inclus et il finit par se décomposer entièrement.

Au sein du protoplasme, on rencontre fréquemment, surtout chez les Dicotylédones (Ricin, Ronce), des *granules amylacés* de très petite taille (fig. 270, III), que l'iode colore d'ordinaire, non en bleu, mais en rougeâtre, sans doute parce qu'ils sont imprégnés d'amylodextrine (p. 109) : ils sont parfois inclus dans des corps chlorophylliens d'un vert pâle (Clématite, Fenouil).

La cavité limitée par la pellicule protoplasmique périphérique (fig. 261, V, *c*) est entièrement remplie de *suc*, de consistance variable, en général *très aqueux* chez les Monocotylédones (Graminées) et, au contraire, de *consistance gommeuse* chez un grand nombre de Dicotylédones (Courge, Tilleul, Vigne). Ce suc renferme surtout en dissolution des principes nutritifs albuminoïdes et pectiques. Sa réaction est alcaline : une tige de Courge, sectionnée transversalement, laisse échapper au niveau des faisceaux libériens, un liquide épais, qui bleuit le papier rouge de tournesol, tandis que le suc émis par le parenchyme cortical ou central est acide.

Lorsqu'on examine au microscope des coupes longitudinales de liber (Courge...), pratiquées dans des matériaux qui ont séjourné dans l'alcool, on constate d'ordinaire au contact des cribles une accumulation de masses mucilagineuses, de nature albuminoïde et pectique, dues à l'action

coagulante de l'alcool sur les principes du suc : et en effet, ces précipités ne se rencontrent pas dans les tubes criblés examinés à l'état frais.

On voit, en résumé, par ce qui précède, que les tubes criblés sont formés d'éléments actifs, vivants, et l'absence ordinaire de noyau, cet organite qui intervient d'une manière

Fig. 270. — I, tubes criblés de Vigne (section longitudinale tangentielle), débarrassés de leur contenu ; *a*, cloisons à cribles multiples, pourvus chacun d'un cal ; *b*, cellules annexes, étroites ; *c*, cavité du tube (gr. : 150). — II, cloison transversale à huit cribles, vue de face. — III, tube criblé de tige de Ricin, avec amas de protoplasme et de grains d'amidon sur la cloison, les grains d'amidon plus nombreux sur la face supérieure. — IV, en bas, section transversale du liber jeune de la Bardane (*Lappa major*) ; *a*, future cellule criblée, détachée d'une cellule de parenchyme par deux cloisons, ce qui donne deux cellules annexes ; en haut, les divers cas de genèse : *a*, cellule criblée avec une seule cellule annexe *b*, détachée par une cloison radiale ; *c*, dédoublement de cette cellule par une cloison longitudinale tangentielle ; en *d*, *f*, trois cellules annexes (gr. : 300). — V, tube criblé de Vigne (*Vitis cebennensis*) ; *a*, deux cribles avec leurs cals, nettement striés (gr. : 300) (Lecomte).

si frappante dans les phénomènes de la reproduction, est peut-être simplement liée au caractère purement nutritif du tissu criblé.

5° **Origine des tubes criblés.** — *a*) La jeune cellule de méristème appelée à constituer une cellule criblée se divise d'abord, chez la plupart des Angiospermes, par une cloison longitudinale en deux autres (fig. 270, IV, en haut, *a*, *b*) dont l'une (*a*) représente la *cellule mère définitive* de l'élément criblé, tandis que l'autre devient une simple cellule de parenchyme, dite *cellule annexe ;* celle-ci à son tour peut se diviser en deux (*c*) ou en un plus grand nombre d'autres cellules (*d*, *f*), avant la différenciation complète du tissu.

Les cellules annexes (fig. 261, II, *a*), procédant des mêmes cellules originelles que les cellules criblées qu'elles accompagnent, ne doivent pas

être confondues avec les cellules indépendantes du parenchyme libérien proprement dit (fig. 261, II, *c*); du reste, elles sont d'ordinaire plus étroites que ces dernières, pourvues d'un protoplasme abondant et d'un gros noyau, mais par contre toujours privées de grains d'amidon, même quand les cellules criblées ou le parenchyme libérien en renferment. Elles peuvent ne pas être aussi longues que les cellules criblées correspondantes (fig. 270, I, *a*) et être terminées en pointe à leurs extrémités (Courge, Vigne); leur orientation sera ultérieurement indiquée (v. *Liber secondaire*, p. 350).

Chez les Gymnospermes (Pin, Sapin) et les Cryptogames vasculaires (Fougères), la cellule mère primordiale du tube devient sans modification la cellule mère définitive ; en conséquence, les cellules annexes manquent.

b) Pour se transformer en cribles, les cloisons transverses, d'abord d'épaisseur uniforme, et de nature albuminoïde ou pectique, mais non cellulosique, différencient dans leur substance des filaments de cellulose entrecroisés, qui dès ce moment commencent à dessiner en relief l'ébauche du futur crible (fig. 261, III); les ponctuations limitées par ces filaments sont alors encore continues. Après quoi, ou bien les choses en restent là (Gymnospermes) et les cribles demeurent fermés, ou bien une sorte de fonte locale de la paroi donne lieu aux perforations et établit la communication entre les cellules adjacentes (cas général).

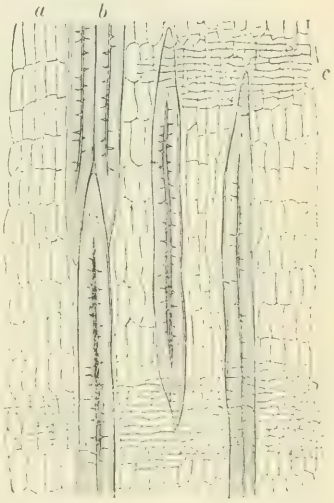


Fig. 271. — Coupe longitudinale radiale d'une tige de Quinquina dans la région libérienne. — *a*, parenchyme ; *b*, fibres ; *c*, rayons médullaires (gr. : 150).

3. — Sclérenchyme. — Le sclérenchyme, tissu de soutien par excellence, consiste typiquement en cellules fort épaissies, inertes, ordinairement très allongées, terminées en pointes aux deux bouts et nommées *fibres* (fig. 271) ; elles sont tantôt *isolées* ou réunies par petits groupes (fig. 26), comme dans le liber du Nérion ou Laurier-Rose, de la Fraxinelle, du Cannellier de Ceylan, tantôt associées en *faisceaux fibreux*, comme dans le Lin (fig. 272, *c*), le Chanvre (fig. 356, *c*), l'écorce du Cannellier.

1° Structure des fibres. — La cellule mère, d'où procède une fibre, épaissit sa membrane au fur et à mesure qu'elle s'allonge, par apposition de couches nouvelles à l'intérieur de

la membrane primaire (voy. aussi p. 402), et cet épaississement va jusqu'à réduire la cavité cellulaire à un mince canal, cylindrique et filiforme dans le Lin (fig. 272, *i*, *h*), aplati dans le Chanvre (fig. 357), proportionnellement assez large et ondulé dans les fibres de Jute (*Corchorus* : Tiliacée (fig. 274).

Les ponctuations de la paroi, quand elles existent, affectent la forme de canalicules simples ou rameux (fig. 277). Quant

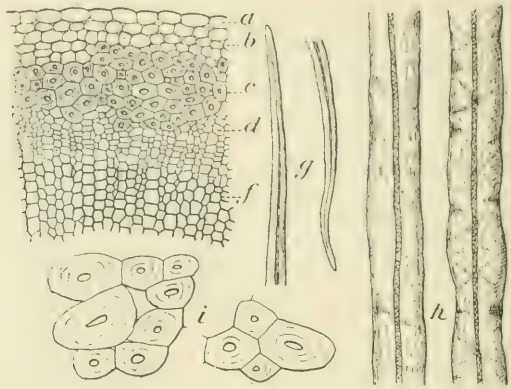


Fig. 272. — Section transversale de la tige du Lin. — *a*, épiderme ; *b*, écorce ; *c*, fibres péricycliques ; *d*, liber ; *f*, bois (gr. : 100) ; *g*, pointes et *h*, corps des fibres ; *i*, section transversale (gr. : 300) (Lecomte).

au protoplasme et au noyau, il en subsiste parfois des traces dans la fibre adulte, sous forme de fines granulations (Lin).

La *longueur des fibres* est très variable d'une plante à une autre, et dans une même plante selon les régions.

Les fibres de Jute et celles de l'Alfa (*Stipa tenacissima*) mesurent de 1 à 4 millimètres ; celles du *Phormium tenax* (Iridée), de 2 à 5. Dans le Chanvre, les dimensions extrêmes sont : 5 et 50 millimètres, avec une moyenne de 25 millimètres ; dans le Lin, 4 et 66 mm., avec une moyenne de 30 millimètres ; enfin, dans la Ramie (fig. 27), textile du genre *Bœhmeria* (Urticée), la longueur des fibres varie de 60 à 250 millimètres.

2° Fibres cellulosiques : fibres lignifiées. — D'après les réactions chimiques de la paroi, les fibres répondent à deux types principaux, reliés d'ailleurs par des intermédiaires.

a. Les unes offrent une paroi exclusivement ou presque exclusivement *cellulosique*, colorable en bleu par le chlorure

de zinc iodé ou l'acide sulfurique iodé ; elles sont souples, en même temps que résistantes, ce qui en fait d'excellents *textiles*.

On peut citer, notamment, les fibres purement cellulosiques du Lin (fig. 272, *c*) et de la Ramie, contiguës au liber (*d*) ; celles du Chanvre, de la Réglisse, lignifiées dans leur pellicule périphérique, par laquelle les fibres sont unies entre elles : cette pellicule se colore en effet en jaune par les réactifs de

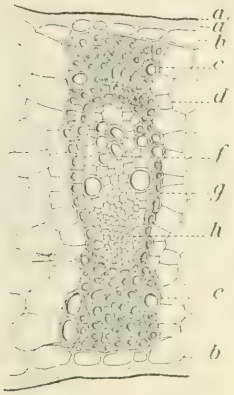


Fig. 273.

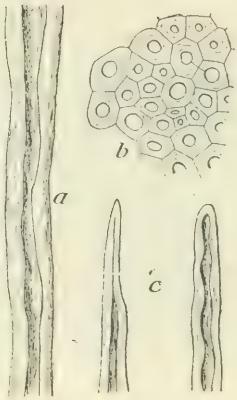


Fig. 274.

Fig. 273. — Coupe de la partie médiane de la feuille de Laîche (*Carex Fraseri*, Cypéracée). *a*, cuticule ; *a'*, couche cellulosique ; *b*, épiderme ; *c*, cordons longitudinaux de sclérenchyme ; *d*, parenchyme vert ; *f*, faisceau ligneux ; *g*, endoderme ; *h*, faisceau libérien ; *b*, épiderme inférieur (Holm).

Fig. 274. — *a*, fibre de *Corchorus* ou Jute (Tiliacée) ; *b*, section transversale ; *c*, pointes (gr. : 300) (Lecomte).

la cellulose, contrairement à la portion intérieure bleuissable, d'ailleurs beaucoup plus épaisse et ordinairement formée d'au moins trois couches concentriques : les fibres libériennes des Apocynées (Nérion ou Laurier-Rose, fig. 26 ; Pervenche) et des Asclépiadées offrent au contraire la pellicule lignifiée à l'intérieur des couches cellulosiques.

b) Le second type comprend les *fibres à paroi lignifiée* et par suite plus ou moins rigide ; elles prennent une teinte jaune, brunâtre ou rougeâtre en présence du chloro-iodure de zinc.

Les feuilles des Monocotylédones, ordinairement très développées (Palmiers, Cypéracées), celles des Conifères, etc., offrent, dans leur parenchyme vert, de nombreux exemples

de ce sclérenchyme typique, sous forme de cordons longitudinaux, qui souvent se dessinent en relief à la surface de l'organe (fig. 273, *c*). Dans la feuille des Iridées, on trouve des fibres sous-épidermiques, de nature ordinairement cellulosique, à l'inverse de celles qui accompagnent les faisceaux vasculaires et qui sont lignifiées.

On peut citer spécialement : les fibres de Jute (*Corchorus*, fig. 274), entièrement lignifiées, courtes et cassantes, em-

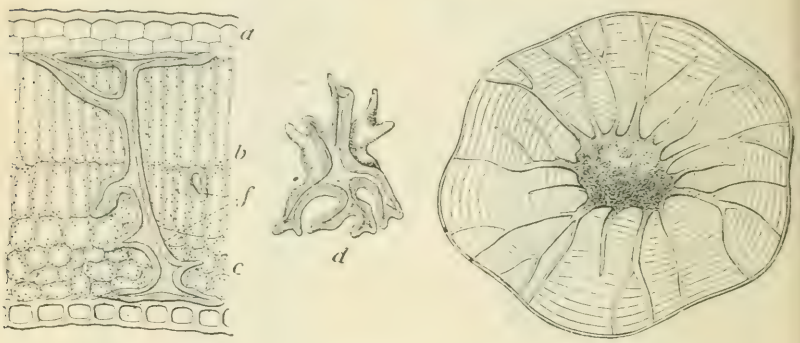


Fig. 275. Fig. 276. Fig. 277.

Fig. 275 et 276. — Section transversale de la feuille de Mouriria (*Mouriria Gardneri*, Mémécylée). — *a*, épiderme ; *b*, parenchyme palissadique ; *c*, parenchyme lacuneux ; *f*, sclérite rameuse transverse (une autre longitudinale en section) ; *d*, sclérite isolée de la feuille du Mémécyle (*Memecylon phyllanthifolium*), en forme de sac digité (Van Tieghem).

Fig. 277. — Cellule de sclérenchyme de la coquille (endocarpe) de la noix, montrant les ponctuations canaliculées de la paroi épaissie (gr. : 350).

ployées dans la fabrication des papiers ; les fibres sous-épidermiques de la feuille de l'Alfa, Graminée commune en Algérie ; cette même feuille renferme plus intérieurement des fibres cellulosiques, pourvues simplement d'une pellicule lignifiée périphérique, comme les fibres du Chanvre.

c) Parmi les fibres intermédiaires aux deux types précédents, on remarque celles du *Phormium tenax* (Iridée), dont la paroi cellulosique est uniformément et faiblement incrustée de lignine : elles cheminent, associées en cordons, parallèlement aux faisceaux vasculaires des feuilles. Ces dernières, très développées dans cette plante, se trouvent ainsi efficacement soutenues.

Rouissage. — L'isolement des fibres textiles du Lin et du Chanvre en présence de l'eau, dans l'opération dite du *rouissage*, est l'œuvre d'une

Bactériacée, le Bacille amylobacter, agent ordinaire des putréfactions (voy. *Fermentation butyrique*). Il attaque d'abord la portion moyenne, essentiellement pectique, des membranes cellulaires périphériques et, de proche en proche, en dissociant les parenchymes, arrive jusqu'aux faisceaux fibreux ; les fibres sont ensuite isolées à leur tour dans chaque faisceau par la liquéfaction de la lamelle moyenne des parois, sorte de ciment qui unit les fibres les unes aux autres.

A la longue, le Bacille amylobacter attaque aussi la cellulose, en sorte que les cellules d'un parenchyme (graine de Haricot...), d'abord simplement dissociées par la destruction des principes pectiques moins résistants de leurs lames moyennes, se trouvent plus tard perforées, par suite de la digestion de la cellulose elle-même.

3° Fibres rameuses. — Outre les fibres typiques précédentes, qui sont simples, il y a lieu de citer les formes ramifiées des mêmes éléments (fig. 275, *f*), dont les branches s'insinuent entre les cellules adjacentes de parenchyme ; on trouve de semblables éléments, dits *sclérites*, dans la feuille du Camellier et du Mémécyle (fig. 276), dans diverses plantes aquatiques à parenchyme très lacuneux (Nymphéacées, fig. 213, I, *c* ; Monstérées ; Ményanthoïdées), où les ramifications des fibres, longues parfois de plusieurs millimètres, font libre saillie dans les lacunes.

4° Cellules sclérenchymateuses. — Notons enfin que le sclérenchyme peut se présenter sous forme de cellules courtes, à peu près isodiamétriques (fig. 277), qui ne diffèrent du parenchyme scléreux que par leur membrane plus épaissie, par leurs ponctuations canaliculées et par l'absence de contenu vivant.

Les cellules sclérenchymateuses sont tantôt isolées dans les parenchymes ordinaires (Raifort, fig. 123, *c*), tantôt associées en nodules, comme dans le parenchyme des poires pierreuses, ou en couches continues, comme dans le noyau des fruits (noix...) ; leur cavité est presque entièrement comblée par les couches d'épaississement de la membrane.

14. — Tissu vasculaire. — Le tissu vasculaire, spécialement destiné à conduire aux feuilles la *sève ascendante* (voy. *Sève*), se compose de cellules cylindriques ou prismatiques (fig. 278, *a* et 247, *a*), longues d'un demi à un millimètre, réduites à une paroi lignifiée épaissie, marquées d'ornements divers, et disposées les unes à la suite des autres, tout le long de la plante, en files, nommées *vaisseaux*.

Les vaisseaux représentent l'élément caractéristique du bois des végétaux (fig. 488 et 491) ; ils y sont associés au

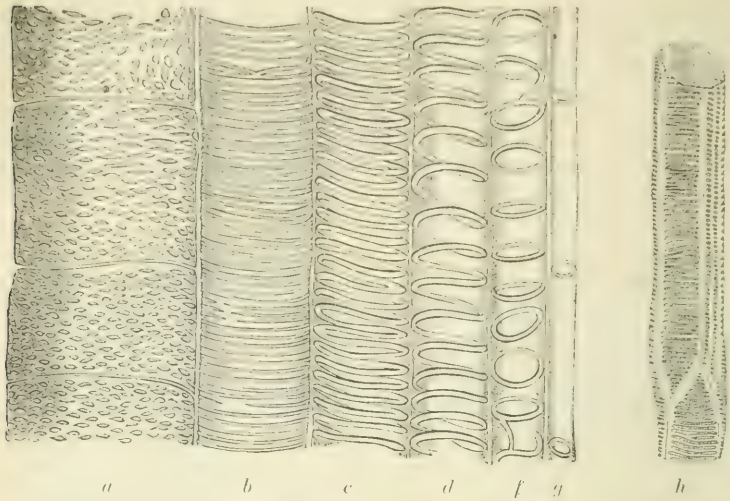


Fig. 278. Fig. 279.

Fig. 278. — Coupe longitudinale radiale d'un faisceau ligneux de Courge (*Cucurbita Pepo*) (voir aussi fig. 363). — *a*, vaisseau ponctué ; *b*, vaisseau rayé ; *c*, *d*, vaisseaux spiralés ; *f*, vaisseau spiralé-annelé ; *g*, vaisseau annelé (trachée), confinant au faisceau criblé périmédullaire (fig. 363, *f*) (gr. : 150).

Fig. 279. — Vaisseau scalariforme, avec une cloison oblique en bas.

sclérenchyme (fibres ligneuses) et au parenchyme ligneux, spécialement chez les Dicotylédones.

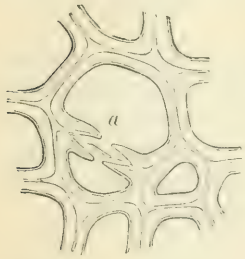


Fig. 280. — Coupe transversale de vaisseaux aréolés. — *a*, ponctuation aréolée ; la membrane limitante interne du vaisseau est cellulosique (gr. : 400).

Seules, les plantes à racines (Cryptogames vasculaires et Phanérogames) sont pourvues de vaisseaux. Les Muscinées et Thallophytes, elles, constituent le vaste groupe des Cryptogames purement cellulaires, et c'est là une différence fondamentale entre ces deux groupes d'embranchements.

Comme le liège et le sclérenchyme, le tissu vasculaire est *dépourvu de vitalité*, et c'est au cours même de la lignification que le protoplasme et le noyau des cellules se résorbent.

1° Structure des vaisseaux. — Les parois des cellules vasculaires n'offrent pas une épaisseur uniforme. Certaines plages restent relativement minces (fig. 280, *a*), afin d'assurer les communications des vaisseaux entre eux et avec les parenchymes avoisinants : les portions épaissies, au contraire, contribuent à donner à la plante le soutien dont elle a besoin.

a) *Vaisseaux ponctués et aréolés.* — Tantôt la majeure partie de la paroi s'épaissit (fig. 278, *a*), et les plages minces,

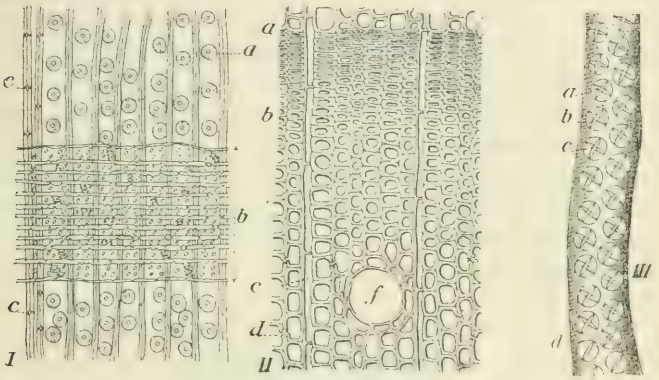


Fig. 281 à 283. — Bois du Sapin (*Abies*). — I, coupe longitudinale radiale; *a*, bois de printemps d'une rondelle annuelle, avec grosses ponctuations aréolées sur les faces radiales; *c*, bois d'automne, à vaisseaux plus étroits, pourvus de petites ponctuations aréolées sur les faces tangentielles; *b*, rayon médullaire avec ponctuations simples. — II, coupe transversale; *ab*, bois d'automne (vaisseaux aréolés étroits); *bd*, début du bois de printemps de la même année (vaisseaux aréolés larges); *f*, canal sécréteur; *c*, rayons médullaires unisériés, amylifères (Hartig). — III, vaisseau aréolé de Cycade (*Cycas revoluta*); *a-c*, ponctuations aréolées croisées; *a*, *b*, ouvertures interne et externe de deux ponctuations contiguës; *c*, aréole intermédiaire; *d*, ponctuations à ouvertures parallèles (gr. : 200) (*Voir aussi* fig. 680).

placées au fond de dépressions cylindriques (fig. 15, II, *a*), se présentent de face sous forme de petites taches claires, ordinairement arrondies, en un mot de simples *ponctuations* : c'est alors un *vaisseau ponctué*. Cette forme est fréquente dans le bois des Dicotylédones.

Une conformation spéciale de ponctuations est celle des *ponctuations aréolées* (fig. 280). Au lieu de revêtir la forme cylindrique, ces ponctuations se rétrécissent progressivement vers l'intérieur de la cellule, à partir de la lame mince qui leur sert de base, jusqu'à leur ouverture dans la cavité cellulaire, de manière à figurer chacune un tronc de cône.

En conséquence, vue de face (fig. 281, I), une ponctuation aréolée (*a*) montre un cercle clair central, qui correspond à la petite base du tronc de cône, et tout autour un anneau, une aréole plus sombre, limitée par une circonférence concentrique à celle du cercle clair. La teinte plus sombre de l'aréole vient de ce que la lumière qui arrive à l'œil de l'observateur a dû traverser, dans cette région, une plus grande épaisseur de membrane et se trouve par suite plus affaiblie que dans la zone centrale claire.

Il peut se faire qu'au lieu d'un cercle clair central, la ponctuation, en se rétrécissant, s'ouvre intérieurement en manière de fente (fig. 281, III), tantôt parallèle (*d*), tantôt croisée (*c*) avec celle de la ponctuation directement opposée.

Le bois secondaire des Conifères (fig. 281, I, II), si l'on en excepte les rayons médullaires (I, *b*; II, *c*) et les canaux sécréteurs (*f*), est exclusivement formé de vaisseaux aréolés prismatiques, portant sur chacune de leurs faces une rangée de ponctuations aréolées. Les cellules constitutives de ces vaisseaux mesurent parfois jusqu'à quatre millimètres de longueur (Pin).

Le bois primaire des Conifères (fig. 284, *ab*) consiste au contraire, comme chez les autres plantes, en vaisseaux annelés, spiralés et rayés, et l'on observe des formes de transition (fig. 284, *cd*) entre les vaisseaux rayés primaires et les vaisseaux aréolés secondaires (*f*).

Que les ponctuations soient normales ou aréolées, elles se correspondent toujours exactement d'une cellule à l'autre.

b) *Vaisseaux rayés et réticulés.* — Quand les portions épaissies du vaisseau se présentent sous formes de bandes ou de baguettes transversales parallèles, séparées par autant de lames plus minces, le *vaisseau* est dit *scalariforme* (fig. 279) ou *rayé* (fig. 278, *b*) ; cette forme de sculpture est très nette et très régulière dans les vaisseaux des Fougères.

Dans le *vaisseau réticulé*, ces mêmes bandes épaissies sont çà et là anastomosées entre elles (fig. 278, *b*).

c) *Vaisseaux annelés et spiralés.* — Il arrive enfin que les portions épaissies se réduisent à une suite d'anneaux parallèles (fig. 278, *f*, *g*) ou à une spire plus ou moins serrée (*d*), tandis que tout le reste de la membrane reste relativement mince et par suite plus perméable : on a alors des *vaisseaux annelés* et des *vaisseaux spiralés* ou *trachées*.

Dans les coupes longitudinales, ces derniers déroulent facilement leur spire (fig. 284, *b*), par suite de la rupture de la lame mince qui maintenait la spire épaissie en place.

L'une et l'autre forme se rencontrent dans le bois jeune ou bois primaire de la tige et de la racine (p. 236 et 268).

On voit que, si les vaisseaux ponctués réalisent surtout, par leur fond épaissi, la solidité, les vaisseaux spiralés et annelés sont mieux organisés pour faciliter les échanges osmotiques entre leur contenu et celui des éléments vivants adjacents. Quant aux vaisseaux réticulés et rayés, ils offrent des caractères intermédiaires, les plages minces équivalant à peu près, comme étendue, aux plages épaisses.

La *membrane des vaisseaux* est lignifiée (p. 29), surtout dans sa zone profonde; toutefois, la pellicule interne reste quelquefois à l'état cellulosique (bois de Pin, fig. 280).

2° Contenu des vaisseaux. — La cavité vasculaire ne renferme normalement que la *sève ascendante*, liquide inco-

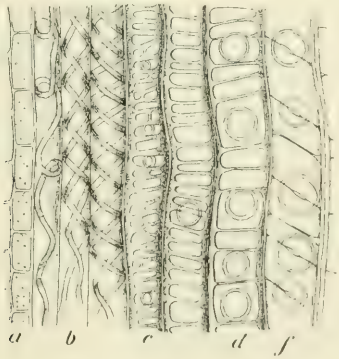


Fig. 284. — Coupe verticale d'un faisceau ligneux primaire (*ac*) de tige d'Epicéa (*Picea vulgaris*) et du bois de passage (*cf*) au bois secondaire proprement dit, aréolé. — *a*, cellules périphériques de la moelle; *b*, vaisseaux spiralés; *c*, vaisseau rayé avec quelques ponctuations aréolées; *d*, vaisseau rayé et aréolé; *f*, vaisseau aréolé normal (gr. : 250) (Dippel).

lore, très aqueux, ordinairement parsemé de chapelets de bulles d'air (voy. *Sève*). Cette sève renferme en dissolution les sels minéraux (nitrates, phosphates...), absorbés par la plante dans le sol, et fréquemment aussi des principes organiques, tels que du sucre (sève du Bouleau, de l'Érable à sucre...), qu'elle emprunte par osmose,

au cours de son ascension, aux parenchymes voisins. On y reviendra (p. 528).

3° Vaisseaux ouverts : vaisseaux fermés. — Les cellules vasculaires superposées peuvent conserver indéfiniment leurs cloisons transverses séparatrices, ou au contraire les résorber au cours de leur différenciation. De là, sous ce rapport, deux sortes de vaisseaux : les uns *fermés* ou *cloisonnés* (fig. 278, *a* et 279), les autres *ouverts* ou *continus* (fig. 278, *b-f*).

Les plus fréquents sont les *vaisseaux fermés*, qui offrent, on le verra plus loin, un avantage à la circulation de la sève. Leurs cloisons séparatrices, ordinairement très obliques, sont pourvues des mêmes ornements que leurs parois longitudinales, et leur grande surface favorise le passage de la sève de cellule à cellule.

Les vaisseaux scalariformes des Fougères, les vaisseaux aréolés des Conifères, etc., sont tous fermés.

Dans les *vaisseaux ouverts*, il reste d'ordinaire une trace des cloisons originelles, sous forme de bourrelets circulaires plus ou moins marqués, qui fixent les limites des cellules consécutives. On rencontre des vaisseaux ouverts particulièrement larges, associés aux vaisseaux fermés, dans la Vigne, la Courge, et en général dans les plantes grimpantes ; les sections transversales de la tige les montrent à l'œil nu, sous forme de petits orifices atteignant un demi-millimètre.

Conséquences de la lignification en général. — Une fois lignifiées, les membranes cessent de s'allonger et souvent aussi de s'épaissir, et les cellules correspondantes perdent le pouvoir de se multiplier. La lignification apparaît ainsi comme le moyen employé par la plante pour empêcher la déformation d'éléments arrivés au terme de leur croissance, qu'ils soient d'ailleurs vivants, comme les cellules du parenchyme sclérreux, ou inertes, comme les vaisseaux.

Ainsi, dans les Liliacées arborescentes (Dragonnier...), on n'observe jamais de lignification dans la zone péricyclique (fig. 503, *i*), au niveau où prennent naissance, comme l'on verra (p. 359), les tissus d'épaississement de ces plantes; mais elle se produit (*k*), dès que les faisceaux libéroligneux secondaires (*m*) sont constitués.

Dans les Palmiers (*Chamerops*), où l'épaississement d'ailleurs très limité de la tige résulte uniquement de la multiplication des éléments du parenchyme fondamental, ce dernier n'offre aucune lignification sensible, tant que la croissance n'y est pas achevée, et cependant les faisceaux vasculaires y sont déjà fortement sclérifiés.

On peut remarquer enfin que lorsque l'endoderme (p. 234) est appelé à s'accroître tangentiellement, comme dans les racines à épaississement

secondaire (Dicotylédones), ses membranes restent minces et cellulosiques (fig. 217, *b*) : il s'épaissit au contraire fortement et se lignifie, là où la structure primaire ne se complique d'aucune formation secondaire (Liliacées, Iridacées, fig. 220, *a*).

La lignification n'est pas nécessairement corrélative d'une grande dureté, comme celle qui caractérise les éléments du *cœur* du bois des arbres. On a vérifié, en effet, que l'extensibilité, la résistance et la gonflabilité des membranes lignifiées sont sujettes à varier dans les mêmes limites que les propriétés correspondantes des membranes cellulosiques.

Vaisseaux thylleux ; thylles. — Les vaisseaux ne servent pas indéfiniment à la conduction de la sève ascendante. Au bout d'un certain nombre d'années, variable avec la plante considérée, ils ne renferment plus ou presque plus que de l'air ; à partir de ce moment, ils n'interviennent que pour contribuer au soutien de la plante.

Il arrive alors que les cellules vivantes des parenchymes adjacents (fig. 285, *c*), où la pression intérieure, due au suc, est demeurée très forte, poussent au travers des ponctuations de ces vaisseaux inertes des prolongements (fig. 285, *a*), qui se séparent bientôt de la cellule mère

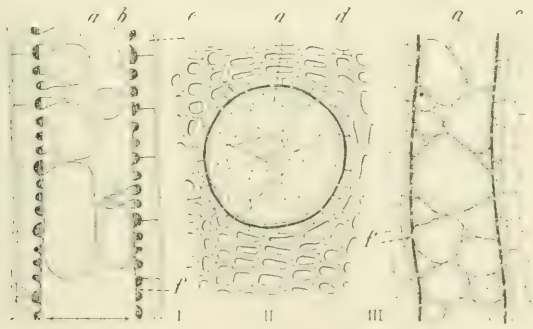


Fig. 285. — Thylles de la Vigne. — I, coupe longitudinale d'un vaisseau ; *a*, *b*, thylles à divers états, issues de *c*, cellules annexes ; *f*, ponctuations. — II, section transversale ; *d*, fibres ligneuses. — III, vaisseau obstrué de thylles *a* (Gr. : 120) (Mangin).

par une cloison et se renflent en boule dans la cavité vasculaire ; ces expansions cellulaires, en se comprimant mutuellement (fig. 285, III), finissent par obstruer entièrement le vaisseau (Courge, Ricin, Robinier Faux-Acacia).

On a donné le nom de *thylles* à ces cellules de parenchyme intravasculaire.

Dans le Robinier, les thylles sont très précoces : car elles apparaissent déjà dans le bois de deux ans.

Sur la section transversale des vaisseaux thylleux (fig. 285, II), il semble alors que ces derniers renferment des cellules vivantes indépendantes, mais l'étude du développement montre que ces cellules d'obstruction pro-

cèdent toujours d'une poussée latérale des cellules adjacentes du parenchyme vivant.

Les thylles se produisent non seulement avec l'âge, mais encore à la suite d'une simple section de tige, feuille ou racine, préalablement à la différenciation du liège de cicatrisation de la blessure (fig. 516, *f*).

Les grains d'amidon ou autres produits figurés, signalés parfois dans les vaisseaux, sont toujours attribuables aux cellules des thylles.

TROISIÈME PARTIE

LA STRUCTURE DES MEMBRES

DÉFINITION

Trois membres chez les plantes vasculaires. — A l'état de plus grande différenciation morphologique, le corps de la plante offre à considérer trois membres distincts : la *racine*, la *tige* et la *feuille*.

Leur présence simultanée caractérise les *Plantes vasculaires*, c'est-à-dire les Phanérogames et les Cryptogames vasculaires.

La *fleur*, formation spéciale aux Phanérogames, résulte d'une simple différenciation d'un groupe de feuilles, effectuée en vue de la formation des œufs.

Division du sujet. — Dans ce qui va suivre, nous considérerons plus spécialement les Phanérogames, en faisant précéder l'étude de la structure de chaque membre des données fondamentales relatives à la Morphologie externe.

La structure de la plante sera envisagée, dans ses traits généraux, au triple point de vue de l'*état primaire*, de l'*état secondaire* et enfin de l'*influence du milieu*.

Les Cryptogames vasculaires feront l'objet d'une étude ultérieure spéciale (voy. *IXe Partie*), et il en sera de même de la tige et de la feuille, ainsi que du thalle, des Cryptogames cellulaires.

CHAPITRE PREMIER

LA RACINE

Définition. — La racine est le membre de la plante qui fixe le corps au sol et y puise les aliments nécessaires à l'entretien de sa vie, sauf toutefois l'anhydride carbonique.

Normalement, elle occupe l'extrémité inférieure du végétal : c'est alors la *racine terminale* (fig. 286). Mais des racines peuvent aussi se constituer le long de la tige ou des feuilles : ce sont alors des *racines latérales* (fig. 293).

Quelques rares plantes vasculaires sont *entièrement dépourvues de racines*, par exemple la Cornille (*Ceratophyllum*), plante aquatique : quelques Orchidées ; enfin, parmi les Cryptogames vasculaires, les genres *Trichomanes* et *Salvinia*.

Etudions successivement la *morphologie externe* et la *structure* de la racine.

I. — MORPHOLOGIE EXTERNE DE LA RACINE

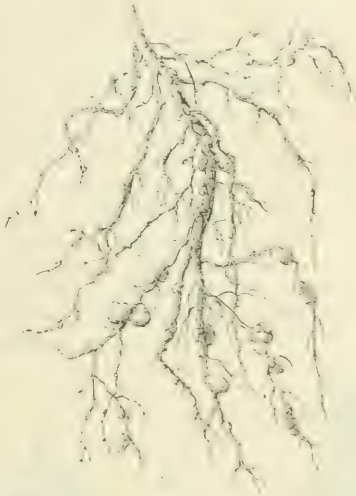
Parties d'une racine. — Une racine (fig. 286) comprend normalement un *pivot* ou racine principale (*a*) et des ramifications ou *radicelles* (*b*). Les radicelles se décomposent elles-mêmes en *radicelles primaires*, fixées au pivot; *radicelles secondaires*, *tertiaires*, etc., nées les unes des autres et formant toutes ensemble un cône plus ou moins évasé.

1° Racine terminale pivotante. — Dans un très grand nombre de Dicotylédones, notamment dans les espèces arborescentes (Chêne, Hêtre...), le pivot acquiert un développement prépondérant, et les radicelles primaires sont de longueur décroissante de haut en bas : la racine est alors dite *pivotante* (fig. 288).

Le pivot peut être *ligneux* (Chêne...) ou *charnu* (Carotte,

Betterave, fig. 288) : dans ce dernier cas, le parenchyme se gorge de réserves nutritives (sucre...).

Les radicelles primaires sont disposées sur le pivot en *séries longitudinales*, ordinairement équidistantes, dont le nombre varie avec les plantes ; toutefois, ce nombre n'est jamais inférieur à trois chez les Phanérogames, tandis qu'il descend fréquemment à deux chez les Cryptogames vasculaires (Fougères). On trouve trois rangées équidistantes de radicelles sur le pivot du Pois



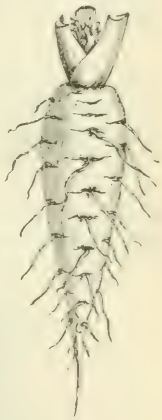


Fig. 286. Fig. 287. Fig. 288.

Fig. 286. — Plantule de Pois. *aa*, racine pivotante, avec trois rangées de radicelles (*b*) ; *c*, épicotyle ; *d*, cotylédons et tégument.

Fig. 287. — Racine âgée de Pois, montrant les nodosités simples ou lobées à Bactéroïdes, microorganismes assimilant l'azote libre de l'air.

Fig. 288. — Racine pivotante charnue de la Carotte, avec quatre rangées de radicelles.

fig. 286) ; quatre rangées, cas fréquent, dans la Carotte, le Ricin, le Haricot ; plus rarement cinq (Fève), etc.

Les radicelles primaires portent à leur tour des rangées de radicelles plus fines, etc. : mais le nombre des rangées va en diminuant avec l'ordre de radicelles considéré, pour se réduire, sur les plus fines, à *deux rangées chez les Cryptogames vasculaires*, et à *quatre rangées chez les Phanérogames*.

Dans ce dernier cas, les rangées sont d'ordinaire rappro-

chées deux à deux (fig. 326), de façon à n'en simuler que deux en tout (Lupin, Radis).

Par exemple, une Phanérogame dont le pivot est pourvu de huit rangs de radicelles primaires, comme le Hêtre, n'en porte que 7, puis 6, 5, 4, sur les radicelles d'ordre successif, puis 3, et enfin (on verra plus loin pourquoi, p. 247) le nombre fixe de quatre rangées.

Quand le nombre des rangées de radicelles est de quatre sur le pivot, il demeure fixe sur les radicelles.

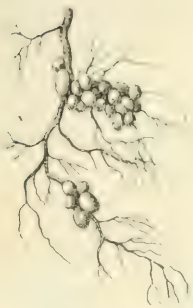


Fig. 289. — Nodosités de la racine de *Myrica gale*, avec Mycorhizes (voy. *Symbiose*) (Brunchorst).

Nodosités des Légumineuses. — Chez les Légumineuses (Pois, Lupin), certaines radicelles, au lieu de revêtir la forme normale, se renflent en petits *tubercules* (fig. 287), par suite du développement d'une Bactériacée toute spéciale, qui accumule dans le parenchyme de ces nodosités des principes albuminoïdes, nés de l'*assimilation de l'azote libre de l'air* (voy. *Nutrition*).

Dans l'Aulne et l'Eléagne, dans le Myrica, de semblables nodosités radiculaires (fig. 289) renferment un Champignon filamenteux, pelotonné sur lui-même dans le protoplasme des cellules jeunes et qui développe

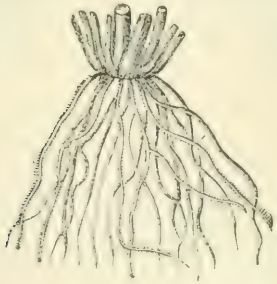


Fig. 290.

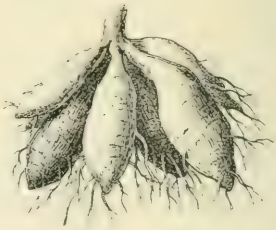


Fig. 291.

Fig. 290. — Racine fasciculée ligneuse du Blé (comprenant, outre la racine terminale, des racines latérales, nées de la base de la tige).

Fig. 291. — Racine fasciculée charnue du Dahlia (formée de racines latérales, nées à la base de la tige).

ses spores, au nombre de 10 à 20, dans de petits sporanges, situés tout autour du peloton de filaments (voy. *Symbiose*).

La structure de ces deux sortes de nodosités est toute différente (p. 239).

2° Racine terminale fasciculée. — Dans de nombreuses Monocotylédones (Graminées, Palmiers), ainsi que chez

diverses Dicotylédones, le pivot n'acquiert qu'un développement très limité, ou même se détruit de bonne heure dans sa région terminale, siège exclusif de la croissance en longueur. Dans ce cas, les radicelles, plus abondamment nourries, prennent une grande extension et forment toutes ensemble un faisceau plus ou moins étalé autour du pivot : de là le nom de *racine fasciculée*, donné au système (fig. 290).

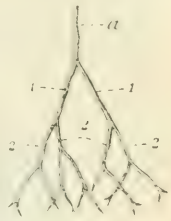


Fig. 292. — Racine dichotomique du Lycopode *L. Selago*. — *a*, base de la racine ; 1,1 ; 2, 2; etc., dichotomies successives (Grand. nat.).

3° Racine dichotomique. — Cette forme, propre à quelques Cryptogames vasculaires (Lycopode, Isoète, Sélaginelle), est caractérisée par une dichotomie terminale régulière du pivot et des radicelles, telle que le plan de chaque fourche se constitue perpendiculairement au plan de la bifurcation précédente ou suivante (fig. 292). Ces racines dichotomes peuvent d'ailleurs se tubériser sur toute ou partie de leur étendue, comme le pivot des racines pivotantes.

Application. — On voit, d'après ce qui précède, que pour activer le développement des radicelles et donner à la racine le port fasciculé, qui assure une nutrition plus active de la plante, il suffit de sectionner la portion terminale du pivot, sur une longueur d'un ou deux centimètres, ce qui supprime l'allongement. Les horticulteurs pratiquent cette opération sur les jeunes arbres des pépinières qui, au moment d'être transplantés ou *repiqués*, ne possèdent pas un chevelu suffisant de radicelles.

4° Racines latérales. — Les racines latérales naissent le long de la tige et sont de deux ordres : les unes surgissent régulièrement du voisinage des feuilles ou des bourgeons ; les autres se constituent à des niveaux quelconques.

De là, la distinction des *racines latérales régulières* et des *racines adventives*.

Dans le Cresson, par exemple (fig. 293, C), le bourgeon axillaire d'une feuille est accompagné d'un groupe de racines blanches, qui prennent insertion sur sa base ; ce sont des racines latérales régulières, dites encore *racines gemmaires*.

Dans la Valériane, ces mêmes racines apparaissent de chaque côté de l'insertion de la feuille ; ailleurs, elles sont en opposition avec cette dernière.

Au contraire, les nombreuses et courtes racines, par lesquelles un Lierre (fig. 293, A) se fixe au mur ou à l'arbre le

long duquel il se développe, sont des racines adventives ; il en est de même de celles, presque toutes charnues, qui garnissent la base de la tige du Dahlia (fig. 291).

On peut citer encore, comme adventives, la plupart des racines que portent les tiges souterraines ou rhizomes (Iris,

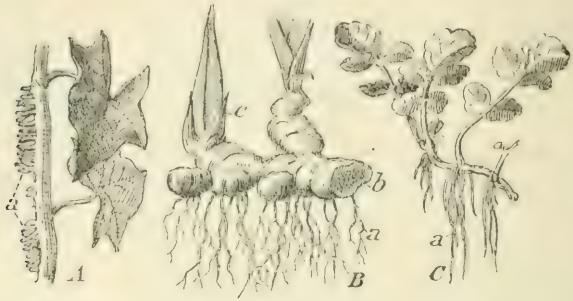


Fig. 293. — Racines latérales. — A, *a*, racines adventives du Lierre (*crampons*). — B, *b*, rhizome d'Iris ; *a*, racines adventives ; *c*, bourgeon en voie d'épanouissement. — C, *a*, racines latérales gemmaires du Cresson.

Fougères, fig. 293, B), ainsi que celles qui prennent naissance sur les feuilles (Bégonia) ou sur les cotylédons (Haricot), lorsque ces organes sont abandonnés sur la terre humide.

Remarque. — Il peut se faire que la plante ne produise pas

Fig. 294. — Fraisier. — *c*, racines latérales ; *b*, tige rampante ; *a*, bractée et rameau jeune, né à son aisselle. La tige rampante est sympodique (voir fig. 339).

de racines latérales, cas réalisé dans certains arbres (Chêne). Par contre, les Monocotylédones (Jacinthe...) et nombre de Dicotylédones n'offrent souvent que ce genre de racines.

Dans les *plantes rampantes*, par exemple, comme le Fraisier (fig. 294), la tige produit de distance en distance dans ses parties jeunes, au voisinage du bourgeon terminal, un faisceau de racines adventives (*c*) : à mesure que ce bourgeon épa-

nouit ses feuilles, le bourgeon axillaire (*a*) de l'une d'entre elles prolonge la tige. Peu à peu les portions anciennes du corps, c'est-à-dire les fragments de tige interposés aux groupes successifs de racines, se détruisent, ce qui isole, par marcottage, autant de plants indépendants, à racines purement latérales.

Les végétaux qui se multiplient normalement par bulbes (Lis, Ail), par rhizomes (Pomme de terre, fig. 349), par racines (Dahlia, fig. 291), ou autres organes végétatifs, ne portent nécessairement non plus que des racines latérales.

Application. — Le *bouturage* et le *marcottage* (voy. *Multiplication*) sont deux procédés de multiplication végétale, fondés sur la faculté qu'offrent les divers membres de la plante de produire des racines.

D'autre part, on *roule* le Blé jeune pour faciliter la pousse de racines adventives et, par suite, de tiges aériennes fructifères sur la portion couchée de la tige, ce qui augmente notablement le rendement.

Régions superficielles d'une racine. — Qu'il s'agisse d'un pivot, d'une radicelle ou d'une racine latérale, la surface du membre intact offre à considérer quatre régions.

1° Coiffe. — D'abord, une région terminale (fig. 296 et 326, *d*), plus ou moins renflée, qui va en s'amincissant sur les côtés, sorte d'étui qui enveloppe et protège le point végétatif, c'est-à-dire le petit groupe de *cellules initiales* (fig. 313, *i*, *l*, *m*), dont les cloisonnements allongent la racine.

Cet étui protecteur, nommé *coiffe*, est formé d'une série d'assises cellulaires concentriques, essentiellement *caduques* : au fur et à mesure que de nouvelles assises de coiffe prennent naissance au niveau des cellules initiales, les assises les plus extérieures, usées par leur contact avec le sol, se desquament et se décomposent. La coiffe conserve de la sorte le même aspect au sommet de la racine en voie de croissance, bien qu'elle soit incessamment renouvelée.

La coiffe est très apparente dans diverses plantes aquatiques, comme la Lentille d'eau (*Lemna*, fig. 296, *b*), où elle forme une sorte de doigt de gant, uni à la racine au sommet, mais séparé de cette dernière latéralement par un petit espace annulaire. Les plantes terrestres la montrent nettement aussi, lorsqu'on fait développer leurs racines dans l'eau (Haricot, Lupin, fig. 326) : l'exfoliation des calottes de coiffe étant alors retardée, leur ensemble forme une gaine jaunâtre, plus ou moins gonflée et dissociée latéralement.

2° **Région unie.** — Au-dessus de la coiffe, la racine est *unie* sur une petite étendue (fig. 297, *a*), de quelques millimètres seulement dans le Blé, de plus grande étendue dans la Moutarde, le Ricin : on va voir la destinée de cette région encore jeune.

3° **Région pilifère.** — Une troisième région est couverte d'une sorte de fin duvet, composé de poils unicellulaires, qui atteignent deux ou trois millimètres dans le Lupin, le Ricin, le Blé, l'Avoine : c'est la *région pilifère* ou *région absorbante*

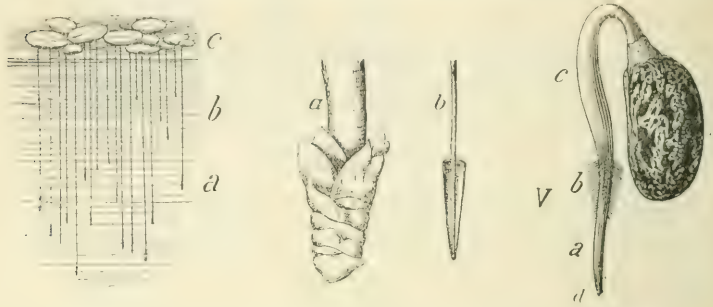


Fig. 295. Fig. 296. Fig. 297.

Fig. 295. — Lentille d'eau (*Lemna minor*). — *a*, coiffe ; *b*, racine ; *c*, lame foliacée nageante (Grand. nat.).

Fig. 296. — *a*, racine de *Pandanus heterophyllus*, avec coiffe en voie d'exfoliation ; *b*, racine et coiffe de Lentille d'eau (coupe longitudinale).

Fig. 297. — Plantule de Ricin. — *d*, coiffe (peu apparente extérieurement) ; *a*, région unie ; *b*, région pilifère ; *c*, hypocotyle infléchi ; à droite, tégument, albumen et cotylédons.

de la racine (fig. 297, *b*) : son rôle, fort important, consiste à puiser dans le sol les sucs nourriciers.

Les poils absorbants naissent du simple allongement des cellules superficielles (fig. 235). Les plus petits et par suite les plus jeunes font suite à la région unie, et les cellules de cette dernière sont à leur tour appelées à s'allonger, à mesure que s'opère la croissance de la racine.

Tantôt ce sont toutes ou presque toutes les cellules qui se développent ainsi en poils sur une certaine étendue de racine, et alors la région pilifère est serrée (Blé) ; tantôt, au contraire, les poils sont localisés en certains points seulement, comme dans l'Azolle, Cryptogame vasculaire aquatique, où ils forment de petites touffes alternativement insérées à droite et à gauche de la racine.

On trouve d'ailleurs des dispositions intermédiaires.

Dans une racine extraite du sol et débarrassée de ses particules de terre par un lavage à l'eau, les poils absorbants s'affaissent, et il est difficile de les voir autrement qu'au microscope. Pour les obtenir bien apparents, il suffit de faire germer des graines, de telle façon que les racines se développent au contact de l'air humide (fig. 298) : les jeunes racines (Blé, Avoine) montrent alors un duvet blanc sur une longueur de cinq ou six centimètres, et les poils qui le composent sont tous allongés normalement à la racine ; dans le sol, ils contournent au contraire les obstacles qu'ils rencontrent et sont par suite souvent irréguliers.

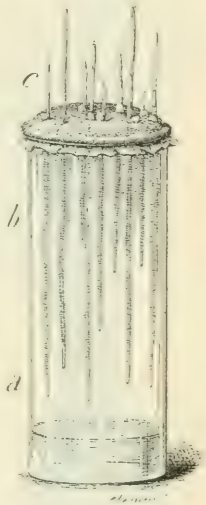


Fig. 298. — Blé ou Avoine, en germination sur un tamis, couvert de terre. — *a*, coiffe et région unie ; *b*, région pilifère (6 cm.) ; *c*, première feuille, encore en cornet.

Dans diverses Graminées (Brome, Fétuque, Ivraie), dont on fait séjourner les racines dans l'eau, la région pilifère s'étend sur une très grande longueur.

Voici quelques nombres, relatifs aux plus grands développements des poils absorbants, pour quelques Phanérogames : pour l'Avoine, en atmosphère humide, $2^{mm},5$; le Navet (*Brassica Napus*), en atmosphère humide, 3 millimètres ; l'Elodée du Canada, 4 millimètres ; le Potamot, dans l'eau, 5 millimètres.

C'est chez les Hépatiques (Muscinées) que l'on a constaté le maximum d'allongement : les poils absorbants, nés, il est vrai, du thalle et non d'une racine, peuvent y atteindre jusqu'à 18 millimètres.

Absence de région pilifère. — *a*) Le plus ou moins grand allongement des poils absorbants dépend de la quantité d'eau mise à la disposition des racines.

Ainsi, un bulbe de Jacinthe qui germe sur l'eau développe rapidement dans le liquide une touffe de racines adventives simples (fig. 299) : mais on n'y découvre pas trace de poils ; il en est de même pour l'Oignon. La surface unie de la racine suffit alors à la plante à puiser tout son aliment dans l'eau ambiante. Au contraire, dans la terre ou dans l'air humide, ces mêmes racines produisent, comme à l'ordinaire, des poils absorbants.

b) D'autre part, dans les racines aériennes des Orchidées épidendres (Vanille), la région pilifère manque, parce qu'une ou plusieurs des assises

cellulaires sous-jacentes perdent de bonne heure leur contenu et constituent à la racine un revêtement protecteur, le *voile*, d'aspect blanchâtre, à cause de l'air inclus dans les cavités des cellules (fig. 304, *a*).

Le parenchyme intérieur au voile (*c*) est, dans ces racines aériennes, nettement coloré en vert.

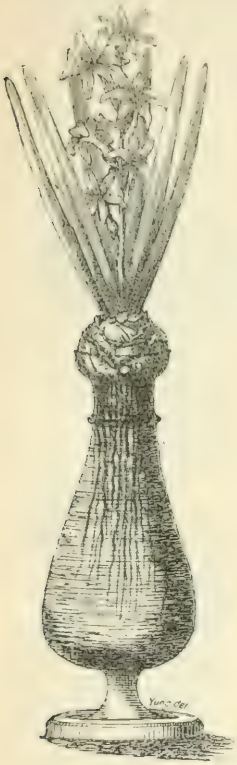


Fig. 299. — Bulbe de Jacinthe, à racines adventives aquatiques, sans région pilifère.

Renouvellement des poils absorbants. — A mesure que la racine s'allonge, la région pilifère se flétrit vers le haut et se reconstitue au niveau de la région unie, par allongement des cellules superficielles. Les poils les plus anciens, usés tout à la fois par le contact incessant avec le sol et par le travail actif d'absorption dont ils sont le siège, ne subsistent plus que par leur base desséchée et brunie.

Il résulte de là que la région pilifère, comme la coiffe, se transporte parallèlement à elle-même le long de la racine en voie de croissance, tout en conservant toujours à peu près le même aspect.

4° Région subérifiée. — Enfin, au-dessus de la région pilifère, la surface de la racine offre une teinte brune, due aux débris des poils absorbants flétris et aussi à la subérification de l'assise cellulaire sous-jacente (fig. 302, *b*).

Plus haut encore, la racine âgée se crevasse par l'effet des *formations secondaires ;* car ces dernières, en épaississant la racine par le dedans, provoquent la rupture des assises superficielles.

Racines concrescentes. — Dans un petit nombre de plantes, des racines, nées très près les unes des autres, peuvent rester unies latéralement, sur tout ou partie de leur longueur, en un corps unique, ordinairement charnu.

Diverses Orchidées (Orchis, Ophrys) offrent des exemples de ces *racines concrescentes* (fig. 300). En été, à la base de la tige, encore pourvue du tubercule plus ou moins desséché (*b*), qui lui a donné naissance, se constitue un bourgeon, germe de la tige feuillée de l'année suivante, accompagné d'un groupe de racines latérales, nées très près les unes des autres. Or, ce sont ces racines qui, par concrescence, produisent le tubercule (*a*), destiné à alimenter le développement du

bourgeon, lequel donnera la tige florifère de l'année suivante.

Le tubercule des Orchidées, riche en amidon et en mucilage, est simple (fig. 300) ou palmé (fig. 301), selon que la concrescence a été totale ou partielle : dans ce dernier cas, le nombre des digitations correspond au nombre des racines

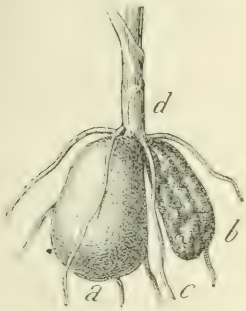


Fig. 300.

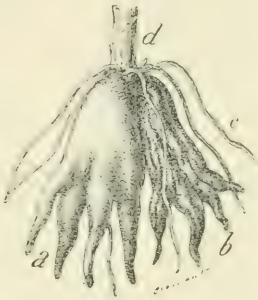


Fig. 301.

Fig. 300. — Racines-tubercules ovoïdes d'Ophrys (*Ophrys muscifera*). — *b*, tubercule flétri, qui a donné la tige feuillée *d* ; *a*, tubercule de nouvelle formation pour la plante de l'année suivante ; *c*, racines latérales (gr. natur.).

Fig. 301. — Racines-tubercules palmés d'Orchis (*Orchis maculata*).

fusionnées. Les deux formes se rencontrent d'ailleurs, selon les espèces, dans le genre Orchis.

Les tubercules mucilagineux de certaines espèces d'Orchis du Levant sont alimentaires et constituent le *Salep*.

II. — STRUCTURE DE LA RACINE

Définition. — On sait déjà que le sommet de la racine est occupé par un *méristème* (fig. 313, *ab*), issu du cloisonnement des *cellules initiales* (*i l m*), source de la croissance en longueur du membre.

Or, à mesure que la racine s'allonge, ce méristème, à une courte distance du sommet, deux centimètres par exemple, *se différencie*, pour constituer ce que l'on nomme la *structure primaire*, qui est la structure caractéristique de la racine, d'ailleurs bien distincte de celle de la tige et des feuilles.

Plus tard, la structure primaire, relativement simple, se complique de l'intercalation de tissus nouveaux, qui épaississent la racine et lui donnent sa *structure secondaire*.

Il y a donc lieu d'étudier successivement :

1° La *structure primaire* de la racine, réalisée à petite dis-

Fig. 302.

Fig. 303.

Fig. 302. — Coupe transversale d'une racine d'Aloès. — *a*, assise pilifère ; *b*, assise subéreuse ; *c*, écorce externe ; *d*, écorce interne ; *f*, endoderme ; *g*, péricycle ; *h*, faisceau libérien ; *i*, faisceau ligneux ; *k*, rayons médullaires (courts) ; *l*, moelle ; *m*, méats quadrangulaires (Hérail et Bonnet).

Fig. 303. — Coupe transversale de la racine d'Acore (*Acorus Calamus*). Le cylindre central est très étroit. — *a*, assise pilifère ; *b*, écorce très lacuneuse ; *c*, lacune ; *d*, endoderme ; *f*, péricycle ; *g*, faisceaux ligneux à 2-5 vaisseaux ; *h*, faisceaux libériens ; *i*, rayons médullaires et moelle (gr. : 100).

tance du sommet : elle est remarquable par sa grande uniformité dans l'ensemble des plantes vasculaires ;

2° Le *développement* de la structure primaire, qui est à rechercher dans le méristème du sommet (p. 241) ;

3° Enfin la *structure secondaire*, qui caractérise la racine plus âgée, en voie d'épaississement (p. 360).

1. — Structure primaire de la racine. — Une section transversale de la racine, pratiquée au niveau de la région pilifère, offre à considérer deux régions principales (fig. 302) : un manchon extérieur (*af*), l'*écorce*, et un cordon axile, la *stèle* ou *cylindre central*.

Remarquons toutefois dès maintenant que, chez les Dicotylédones, l'assise superficielle ou assise pilifère correspond à une troisième région, l'*épiderme* ; mais la distinction de cette troisième région exige la connaissance du développement de la racine (p. 246).

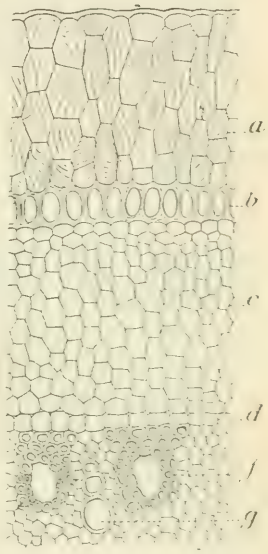


Fig. 304. — Coupe transversale de racine d'*Epidendron crassifolium* (Orchidée). — *a*, voile plurisérié ; *b*, son assise interne sclérifiée ; *c*, parenchyme cortical vert ; *d*, endoderme ; *f*, gaine scléreuse, entourant le faisceau libérien (en blanc) ; *g*, faisceau ligneux (Olivier).

1° Ecorce. — L'écorce (fig. 302, *af*) est formée uniquement de *parenchyme*, incolore dans les racines terrestres, vert dans diverses racines éclairées [racines aériennes de Vanille, racines submergées de Mâcre (*Trapa natans*)].

Elle commence par l'*assise pilifère* (*a*), dont les cellules sont en majorité allongées en poils absorbants.

Au-dessous vient une assise de cellules plus grandes (*b*), allongées radialement et dont le contenu se résorbe de bonne heure, tandis que les membranes se subérifient pour protéger la racine : c'est l'*assise subéreuse*.

Par exception, dans la racine de Valériane, les cellules de cette assise restent actives (fig. 244, *b*) et sécrètent spécialement l'huile essentielle, riche en acide valérique ($C^5H^{10}O^2$), caractéristique de cette plante.

La subérification de l'assise subéreuse commence à s'effectuer au niveau des poils absorbants les plus anciens, qui sont en voie de flétrissement : du reste l'imperméabilité des membranes subérifiées s'opposerait à la permanence de poils actifs ; car les aliments plastiques, qui viennent de l'intérieur de la racine, ne pourraient plus arriver jusqu'à eux.

C'est l'assise subéreuse, simple ou recloisonnée (fig. 304, *a*), qui constitue le *voile* de la racine des Orchidées (p. 229).

Intérieurement à l'assise subéreuse se trouve l'*écorce proprement dite* (fig. 302, *cd*), qui se décompose en *écorce externe* et en *écorce interne*.

Dans l'écorce externe (*c*), les cellules sont polygonales, souvent sans méats, et de taille croissante de dehors en dedans.

L'écorce interne (*d*) s'en distingue par l'arrangement à la fois concentrique et radial de ses assises et par la présence de méats quadrangulaires aux angles ; ces assises vont en diminuant d'épaisseur jusqu'au cylindre central.

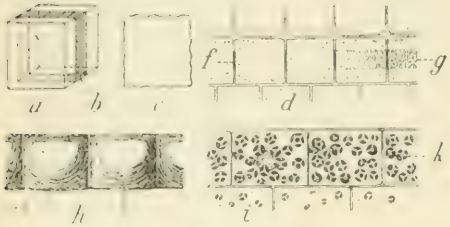


Fig. 305. — Endoderme. — *a*, cellule endodermique non épaissie, avec cadre subérifié (*b*) ; *c*, coupe tangentielle du cadre (bord ondulé) ; *f*, coupe transversale, trace du cadre sur la cloison radiale ; *g*, le cadre vu sur le fond de deux cellules ; *d*, péricycle ; *h*, endoderme typique à épaississements lignifiés en fer à cheval (Iris) ; *k*, endoderme à nombreux grains d'amidon composés dans des leucites ; *i*, péricycle avec peu d'amidon.

Dans les plantes aquatiques, l'écorce est creusée de larges *lacunes aérifères* (fig. 303, *c*).

Endoderme. — La dernière assise du parenchyme cortical interne (fig. 302, *f*) offre des caractères spéciaux, qui marquent nettement la limite séparatrice de l'écorce et du cylindre central ; on la nomme *endoderme*. Ses membranes, au lieu d'être uniformément cellulosiques, offrent, sur leurs faces radiales, ainsi que sur leurs faces supérieure et inférieure, une bande médiane subérifiée ou lignifiée (fig. 305, *b*, *g*), l'ensemble des quatre bandes constituant à chaque cellule endodermique une sorte de cadre, parallèle aux faces tangentielles de la cellule.

Le vert d'iode imprègne fortement le cadre, mais non le reste de la membrane, qui est cellulosique.

Dans les coupes, ces bandes subérifiées sont d'ordinaire ondulées (fig. 305, *c*), d'où résulte qu'elles apparaissent, sur les cloisons sectionnées, sous forme d'une petite tache sombre (fig. 305, *f* et 303, *d*), simulant un épaississement de la paroi.

Quand elles restent tendues comme de la portion cellulosique la membrane, cas réalisé dans l'Ophioglosse et l'Angioptéride (Cryptogames vasculaires), ainsi que dans diverses Phanérogames, les taches manquent, et l'on reconnaît alors au premier examen que la membrane est d'épaisseur uniforme.

a) Chez les Loranthacées parasites (Loranthe, Struthanthe), les cadres subérifiés manquent totalement, en sorte que, chez ces plantes, la limite séparatrice de l'écorce et du cylindre central cesse d'être immédiatement reconnaissable dans la structure primaire. Dans ce cas, il est nécessaire, pour définir cette limite, de suivre la marche de la différenciation du méristème subterminal, de remonter en un mot à l'origine.

b) En règle générale, les *plissements des cadres endodermiques* résultent de la *cessation de la croissance en longueur* des cellules correspon-

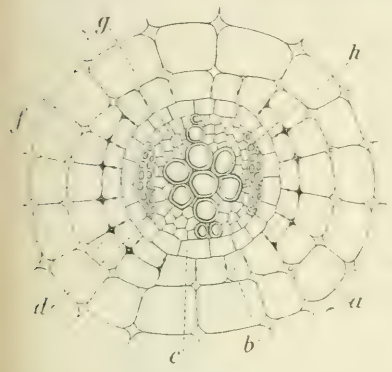


Fig. 306.

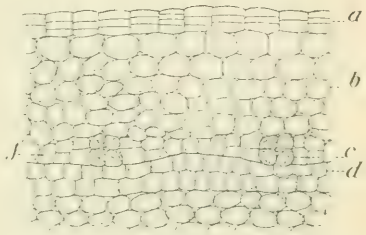


Fig. 307.

Fig. 306. — Coupe transversale du cylindre central d'une racine de *Tagetes erecta* (Composée radiée). — *a*, avant-dernière assise de l'écorce ; *b*, endoderme simple ; *c*, péricycle ; *d*, endoderme dédoublé, en face du liber, pour constituer les canaux sécréteurs *f* ; *g*, les deux faisceaux ligneux, unis au centre ; *h*, faisceau libérien (van Tieghem).

Fig. 307. — Partie périphérique d'une racine de Bardane (*Lappa major*, Composée tubuliflore). — *a*, liège ; *b*, parenchyme cortical ; *c*, canaux sécréteurs dans l'endoderme dédoublé ; *d*, péricycle ; *f*, endoderme simple.

dantes. Pendant toute la durée de la croissance, les membranes sont, en effet, fortement tendues par la pression des sucs intérieurs, et par suite planes ; après quoi, le développement étant achevé, la pression de turgescence diminue (voy. *Croissance*), et la racine revient légèrement sur elle-même. Or, tandis que les portions cellulosiques de l'endoderme, plus élastiques, sont capables d'effectuer ce mouvement de retour sur elles-mêmes, tout en restant planes, les cadres subérifiés, eux, dépourvus de vitalité, gardent leur longueur, ce qui les oblige à se plisser, pour peu que le raccourcissement de la racine soit sensible.

Une simple coupe de l'organe, encore en voie de croissance, peut entraîner pour la même raison l'apparition des plissements endodermiques.

Remarques. — L'endoderme des *Composées radiées* (Marguerite, Hélianthe ou Soleil) et celui des *Composés tubuliflores* (Bluet, Bardane, Artichaut) offrent la particularité de renfermer des *canaux sécréteurs* à huile essentielle (fig. 306, 307).

Chez les Crucifères, l'assise sus-endodermique (fig. 327, *a*)

est souvent marquée d'épaississements spéciaux de soutien, tels que cadres tangentiels, réseaux épaissis (fig. 328).

2° **Cylindre central.** — La stèle ou cylindre central est le lieu d'élection des éléments vasculaires de la racine.

Cette région anatomique comprend : 1° des *faisceaux ligneux* (fig. 302, *i*) ; 2° un nombre égal de *faisceaux libériens* (*h*), en alternance régulière avec les précédents ; 3° enfin le *conjonctif*, parenchyme qui remplit le reste du cylindre central. Les cellules de l'assise conjonctive périphérique, nommée *péricycle* (*g*), alternent avec celles de l'endoderme, ce qui ajoute encore à la distinction de l'écorce et du cylindre central, déjà suffisamment marquée par les cadres endodermiques.

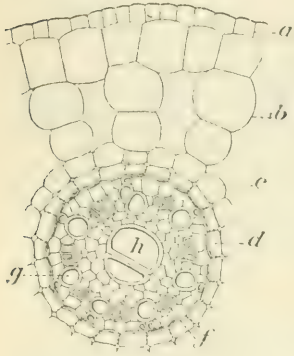


Fig. 308. — Section transversale d'une racine principale de Blé (*Triticum sativum*). — *a*, assise pilifère et assise subéreuse ; *b*, écorce lacuneuse à séries cellulaires rayonnantes ; *c*, assise sus-endodermique ; *d*, endoderme, épaissi intérieurement ; *f*, faisceau libérien ; *g*, faisceau ligneux à 2-3 vaisseaux ; *h*, deux vaisseaux axiles (van Tieghem).

1° *Faisceaux ligneux.* — Ces formations (fig. 302, *i*), qui représentent le *bois primaire* ou *xylème* de la racine, consistent chacune en un groupe de *vaisseaux*, associés en une lame radiale généralement amincie du côté du péricycle et élargie vers le centre ; d'où l'aspect à peu près triangulaire des faisceaux ligneux sur la section transversale de la racine.

Dans chaque faisceau primaire, il peut y avoir lieu de distinguer le *protoxylème* (fig. 312, *h*) et le *métaxylème* (*f*), d'après l'âge d'apparition, à partir du méristème terminal.

Les vaisseaux les plus étroits, adossés directement au péricycle, sont annelés ou spiralés, et fermés (fig. 309, *a*, *b*) ; les autres, de plus en plus larges jusqu'à l'intérieur, sont en majorité ponctués (*c*). Les uns comme les autres contiennent un liquide clair, la *sève brute* ou *sève montante*. Le vert d'iode, la fuschine, etc., les colorent fortement.

Les faisceaux ligneux cheminent parallèlement à l'axe de la racine. Leur *nombre* minimum est de 2, sauf dans les genres Sélaginelle et Isoète (Cryptogames vasculaires), plantes à

racines dichotomes, qui n'en renferment qu'un seul : il s'élève à 10, 20 et beaucoup plus, chez diverses Monocotylédones, comme les Graminées, les Liliacées, et surtout chez les Palmiers, où il peut dépasser une centaine. Dans ces racines à nombreux faisceaux ligneux, chacun d'eux se réduit d'ordinaire à quatre ou cinq vaisseaux (Maïs, Blé, fig. 308, *g*).

Dans une espèce donnée, le nombre des faisceaux est ordinairement fixe sur le pivot, mais diminue sur les radicelles

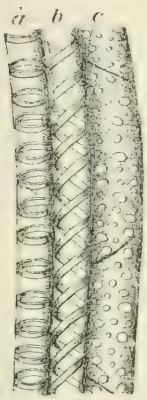


Fig. 309.

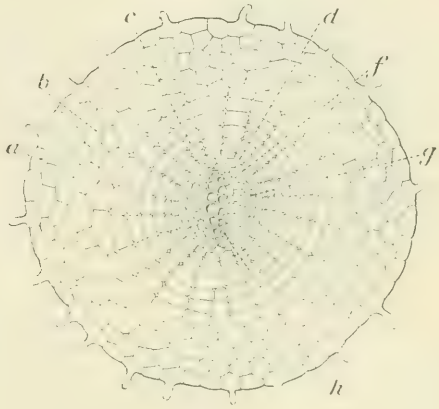


Fig. 310.

Fig. 309. — Coupe longitudinale d'un faisceau ligneux grêle, à trois vaisseaux. — *a*, vaisseau annelé ; *b*, vaisseau spiralé ; *c*, vaisseau ponctué fermé.

Fig. 310. — Coupe transversale de racine binaire de Pissenlit (*Taraxacum Dens-leonis*). — *a*, assise pilifère ; *b*, écorce externe ; *c*, écorce interne ; *d*, endoderme ; *f*, péricycle ; *g*, faisceau libérien ; *h*, les deux faisceaux ligneux, unis en bande diamétrale (gr. : 100).

d'ordre successif, jusqu'à se réduire à deux dans les plus fines. Quand le pivot n'a que deux faisceaux, quand, en d'autres termes, sa *structure* est *binaire* (fig. 310), ce nombre reste constant dans l'ensemble des radicelles.

La *structure binaire*, à partir du pivot (fig. 306), est très fréquente chez les Dicotylédones (Radis, Moutarde, Lupin... et les Cryptogames vasculaires (Fougères...), relativement rare chez les Monocotylédones (Ail). Elle constitue la règle dans des familles entières (Crucifères, Solanées)

On trouve trois faisceaux ligneux dans le Pois : quatre, cas fréquent, dans le pivot de la Carotte, du Haricot, dans la Courge ; quatre ou cinq dans la Fève (fig. 312, *h*) ; etc.

Le nombre des vaisseaux dépasse rarement une dizaine par faisceau ligneux. Dans les plantes aquatiques (Elodée, Acore ...), il est toujours restreint (fig. 303, *d*); parfois même il se réduit chez elles à un seul vaisseau (Hydrocharide, Naïade, fig. 536, *c*).

2° *Faisceaux libériens.* — Les faisceaux libériens (fig. 310, *g*), qui tous ensemble forment le *liber* (à cause de l'aspect feuilleté de cette formation dans la racine et la tige âgées), ou encore le *phloème*, alternent avec les faisceaux ligneux ; ils se composent chacun d'un groupe de *tubes criblés* (p. 202), à section plus ou moins ovalaire ou polygonale, étalée tangentiellement.

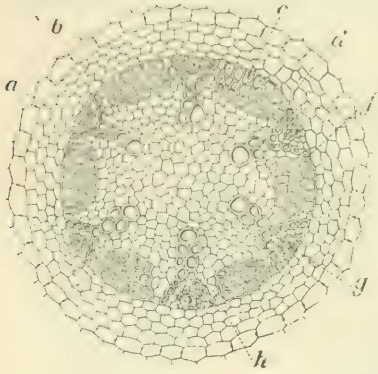


Fig. 311. — Coupe transversale d'un jeune pivot de Pin (*pinus Pinea*). — *a*, endoderme ; *b*, péricycle composé ; *c*, faisceau libérien ; *d*, faisceau ligneux (*protoxylème*) ; *f*, ses deux branches (*métaxylème*) ; *g*, canal sécréteur ; *h*, rayon médullaire (Van Tieghem).

Le calibre des tubes criblés est d'ordinaire beaucoup plus étroit que celui des vaisseaux ; leur paroi est cellulosique, brillante et assez épaisse (fig. 308, *f*) ; leur contenu, granuleux à la périphérie, fluide au centre (voy. *Sève élaborée*).

Le nombre des tubes criblés, souvent élevé dans chaque faisceau, peut se réduire à 3 ou 5 (Ail, Blé, Maïs, fig. 308), ou même à un seul, comme chez diverses plantes aquatiques (Elodée, Potamot, Naïade (fig. 536).

3° *Conjonctif.* — Le conjonctif du cylindre central est un parenchyme incolore de cellules polyédriques, qui se décompose en trois zones : le *péricycle*, les *rayons médullaires* et la *moelle*.

Le *péricycle* (fig. 302, *g*) est l'assise périphérique, dont les cellules alternent avec celles de l'endoderme ; son rôle spécial est d'*engendrer les radicelles*, par les cloisonnements de ceux de ses éléments qui font face aux faisceaux ligneux (fig. 324), ce qui explique pourquoi les radicelles sont disposées en séries longitudinales (p. 223).

Le péricycle est parfois *composé* (Pin, fig. 311, *b*).

Chez les Ombellifères (Persil, Cerfeuil, Angélique, Carotte), c'est le péricycle qui renferme les canaux sécréteurs à huile essentielle (fig. 247, *c*, *f*).

Les *rayons médullaires* (fig. 311, *h*) représentent la portion de conjonctif interposée aux faisceaux : dans la structure primaire, ils n'offrent, sur la coupe, qu'une faible profondeur et sont par suite peu marqués à cet âge, comme rayons.

La *moelle* enfin est la portion centrale du conjonctif stélique. Elle manque aux racines grêles (fig. 306, 310), auquel cas les faisceaux ligneux se touchent par leurs vaisseaux les plus intérieurs (Pissenlit, Ail...).

Dans le Sapin, le Cèdre et quelques autres Conifères, la racine primaire offre, dans l'axe de la moelle, un canal résineux : ces genres se distinguent nettement par là du Pin (fig. 311), du Mélèze, etc., qui présentent au contraire un canal sécréteur adossé extérieurement à chaque faisceau ligneux (*g*).

La moelle contient parfois, comme celle de la tige, des *faisceaux surnuméraires de tubes criblés* (fig. 359, *b*).

Symétrie de la racine. — On voit que, par la disposition relative de ses faisceaux ligneux et libériens, *la racine est symétrique par rapport à son axe :* il y a autant de plans de symétrie que de faisceaux ligneux ou libériens, et tous ces plans ont pour intersection commune l'axe de la racine.

Exception doit être faite pour les racines de Sélaginelle, qui renferment bien deux faisceaux libériens, mais un seul faisceau ligneux, et pour celles de certaines espèces de Lycopodes (L. inondé), qui inversement ne contiennent qu'un seul faisceau libérien, avec deux faisceaux ligneux. De pareilles racines ne sont symétriques que par rapport à un plan : elles sont, en un mot, *bilatérales*, et non plus axiles.

Racines polystéliques. — La racine, normalement *monostélique*, peut, comme la tige (p. 285), renfermer exceptionnellement plusieurs cylindres centraux, issus de la ramification du cylindre central unique de la jeune racine : elle est alors dite *polystélique*.

C'est le cas pour les radicelles courtes des Légumineuses (fig. 287), hypertrophiées à l'état de petits tubercules (*nodosités à Bactéries*).

Au contraire, les nodosités des racines d'Aulne et d'Eléagne (fig. 289) (voy. *Mycorhizes*) sont monostéliques, suivant la règle générale.

Stéréome de la racine primaire. — Dans ce qui précède, il n'a été question que de parenchyme mou, comme tissu fon-

damental de la racine primaire. Une pareille structure est réalisée, par exemple, dans la Valériane : la racine est alors dépourvue de *stéréome*, c'est-à-dire d'appareil spécial de soutien.

a) Il n'est pas rare que le parenchyme se sclérifie localement. Ainsi, chez les Graminées et les Palmiers (Dattier...), on observe fréquemment un *anneau scléreux* dans l'écorce externe, ou dans l'écorce interne (Carex) ; dans les Dragon-

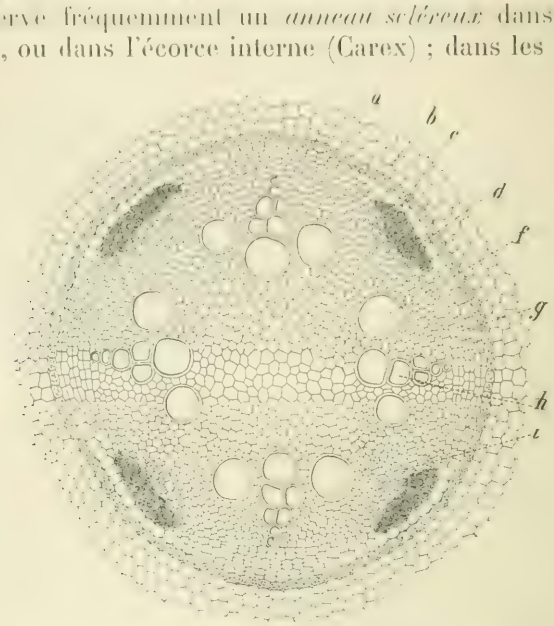


Fig. 312. — Coupe transversale de racine de Fève. — *a*, écorce interne; *b*, endoderme (on y a figuré des granules d'amidon); *c*, péricycle simple ; *d*, faisceau de fibres péricycliques ; *f*, métaxylème ou second bois primaire ; *g*, péricycle composé, en face des faisceaux ligneux *h* ; *i*, faisceau libérien.

niers et les Salsepareilles (Liliacées), dans les Agaves (Amaryllidées), la sclérification peut s'étendre au parenchyme tout entier du cylindre central (fig. 220).

L'endoderme, dont les membranes sont d'ordinaire minces, les épaissit assez fréquemment, en les lignifiant, et contribue par là au soutien (fig. 305, *h*). Cette modification est surtout fréquente chez les Monocotylédones, par exemple les Liliacées, (Lis, Salsepareille), les Iridées (Iris), les Orchidées (Vanille).

Dans la racine médicinale de la Salsepareille, indépendamment du tissu scléreux du cylindre central, on voit trancher nettement, à cause de l'épaisseur des membranes, d'une part l'assise subéreuse et les assises voisines de l'écorce externe,

d'autre part l'endoderme (fig. 220, *a*), qui délimite nettement le cylindre central d'avec l'écorce.

Les épaississements de l'endoderme sont tantôt uniformes sur toutes les parois, tantôt plus marqués sur la paroi interne, auquel cas ils affectent sur la coupe, dans chaque cellule, la forme d'un fer à cheval.

b) Le *sclérenchyme* et le *collenchyme* ne se rencontrent que tout à fait exceptionnellement dans la structure primaire de la racine.

On trouve, par exemple, une couche de *fibres* à la périphérie des faisceaux libériens des Légumineuses papilionacées (Haricot, Pois, Lupin, fig. 312, *d*).

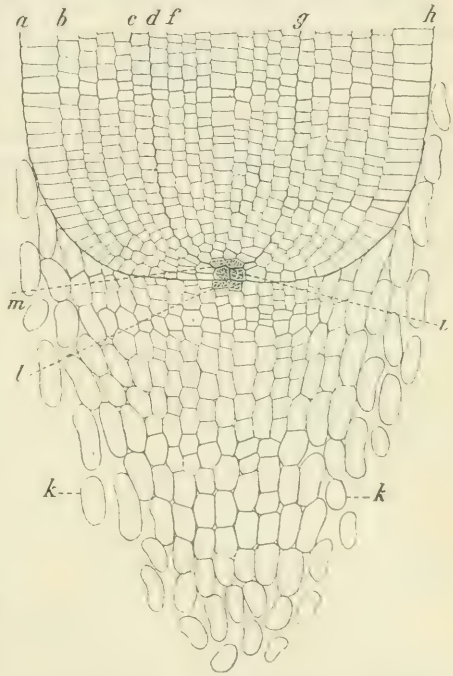


Fig. 313. — Coupe longitudinale du méristème subterminal de la racine du Seigle. — *k*, *k*, coiffe (épiderme), s'exfoliant complètement sur le côté ; *l*, initiales de l'épiderme ; *i*, de l'écorce ; *m*, du cylindre central ; *ad*, écorce ; *ab*, future assise pilifère ; *bc*, écorce proprement dite ; *cd*, endoderme ; *df*, péricycle ; *fg*, méristème des faisceaux et moelle (gr. : 140).

2. — Développement de la structure primaire. — La structure primaire qui vient d'être décrite procède de la *différenciation du méristème subterminal* de la racine (fig. 313, *ah*), et ce dernier, à son tour, naît des cloisonnements d'un petit groupe de cellules (*i*, *l*, *m*), dites *cellules initiales*, ou *cellules mères*, ou *histogènes*, qui représentent proprement le foyer de la croissance en longueur du membre.

Cellules initiales : leurs cloisonnements. — Chez les Phanérogames, les initiales forment en règle générale, sous la coiffe, *trois groupes* superposés (fig. 313 à 315), dont le premier engendre l'épiderme (coiffe), le second l'écorce, et le troisième le cylindre central. Ces groupes consistent d'ordi-

naire chacun en une simple petite lame transverse de cellules ; toutefois, le groupe cortical est parfois étagé, c'est-à-dire formé de plusieurs lames d'initiales superposées (fig. 316, *g*).

Chaque groupe d'initiales peut d'ailleurs se réduire, dans le cas le plus simple, à une seule cellule : le foyer de croissance ne comprend plus alors que *trois cellules superposées* (fig. 322, *d*), renfermant chacune en puissance la région correspondante de la structure primaire.

Chez les Cryptogames vasculaires, au contraire, la racine, qui subsiste toujours à l'état primaire, s'édifie par les cloisonnements d'*une initiale unique* (fig. 319, *k*).

1° *Phanérogames.* — Considérons le cas ordinaire de trois groupes d'initiales : les choses se passent d'ailleurs de la

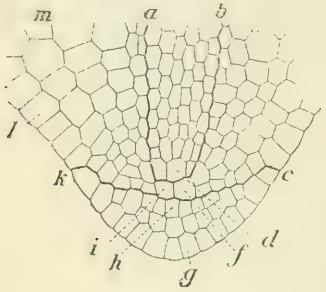


Fig. 314.

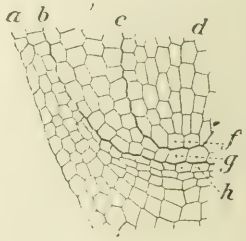


Fig. 315.

Fig. 314. — Coupe longit. de la radicule de l'Alisma (*Alisma Plantago*). — *ab*, méristème du cylindre central ; *c*, *g*, *k*, épiderme intact, qui s'exfoliera par calottes entières ; *d*, *if*, *h*, initiales des trois régions ; *l*, épiderme de la tigelle ; *m*, écorce, à assises nées en direction centripète (gr. : 200).

Fig. 315. — Coupe longitudinale de la radicule de Globulaire (*Globularia vulgaris*). — *ab*, épiderme composé ; *bc*, écorce, à assises nées en direction centrifuge (*c* sépare l'endoderme et le péricycle) ; *cd*, cylindre central (méristème) ; *f*, *g*, *h*, cellules initiales (gr. : 200) (Flahault).

même manière, dans le cas plus simple où chaque groupe est réduit à une seule cellule.

a) Les initiales du groupe inférieur ou *groupe épidermique* se cloisonnent d'abord parallèlement à leur face externe (fig. 318, *1*) ; après quoi, les cellules les plus extérieures du groupe prennent une cloison perpendiculaire (*2*). De là résulte une sorte de boîte (*c b d*), dans laquelle se trouvent comme incluses les initiales : par ses cloisonnements ultérieurs, elle constituera en définitive une calotte de coiffe, actuellement la plus intérieure (fig. 322). Selon les plantes, cette calotte

reste ensuite simple, ou bien elle se subdivise en plusieurs autres par des cloisons tangentielles ultérieures.

La figure 317 montre les stades successifs du cloisonnement dans le cas d'une seule initiale inférieure.

Par analogie avec la tige, on nomme *épiderme* de la racine l'ensemble des assises cellulaires, qui proviennent de la subdivision du groupe inférieur d'initiales ou de l'initiale inférieure unique ; c'est un *épiderme composé* (fig. 322, *k*).

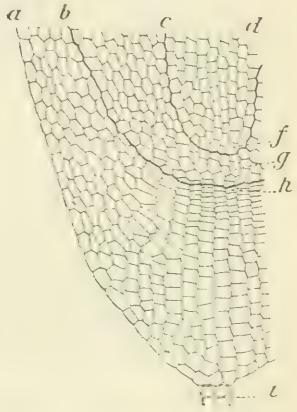


Fig. 316. — Coupe longitud. de la radicule de *Cephalaria ambrosioides* (gr. : 130). — *ab*, épiderme composé intact ; *bc*, méristème cortical ; *cd*, méristème du cylindre central ; *f*, *g*, *h*, cellules initiales ; *i*, suspenseur de l'embryon (Flahault).

Si cet épiderme composé ne recouvre pas la racine dans toute son étendue, cela tient à ce qu'au fur et à mesure que de nouvelles assises prennent naissance, les plus extérieures s'exfolient (fig. 323, *g*, *g* et 313), ce qui réduit l'épiderme, sauf chez les Dicotylédones (p. 246), à n'occuper que la portion terminale (fig. 323, *i*) du membre. En d'autres termes, l'épiderme de la racine est *caduc*, et se réduit à une coiffe, portion actuelle non encore exfoliée de l'épiderme composé.

b) Les initiales du groupe moyen ou *groupe cortical* (fig. 313, *i*) donnent naissance à l'écorce. Elles ne se cloisonnent que parallèlement à leurs faces latérales, pour détacher des segments de méristème ; ceux-ci, à leur tour, subissent des cloisonnements dans diverses directions, d'où résulte en définitive le parenchyme cortical (*gh*).

c) Enfin, les initiales du groupe supérieur ou *groupe stélique* (fig. 313, *m*) se cloisonnent à la fois parallèlement à leurs faces latérales et à leur face supérieure pour donner le méristème du cylindre central (*dg*).

Les faisceaux ligneux et libériens se différencient progressivement dans ce méristème en direction centripète, c'est-à-dire que les premiers vaisseaux (v. spiralés) et les premiers tubes criblés formés sont les plus extérieurs ; les autres ne se constituent qu'à une plus grande distance du foyer végétatif.

Initiales diffuses. — Il faut remarquer que, dans un assez

grand nombre de plantes, les trois groupes d'initiales, au lieu d'être nettement délimités, sont plus ou moins fusionnés et difficiles à reconnaître et à délimiter (fig. 316).

2° *Cryptogames.* — La cellule initiale *unique* des Crypto-

Fig. 317.

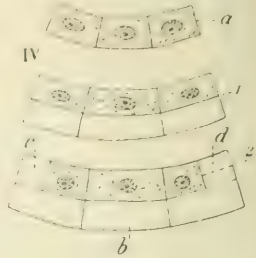


Fig. 318.

Fig. 317 et 318. — Mode de formation de l'épiderme (coiffe) de la racine des Phanérogames. — I, *a*, initiale unique; 1, 2, 3, cloisons dans leur ordre d'apparition. — II, *a*, initiale entourée de deux calottes d'épiderme, l'une ombrée; 4, nouvelles cloisons. — III, trois calottes d'épiderme; 5, cloison radiale subdivisant la cellule latérale jusqu'ici simple, et donnant en définitive le groupe de cellules *ii* de la figure 322. — IV, cas de trois initiales épidermiques *a*; 1, 2, cloisons isolant la première calotte *bcd*.

games vasculaires revêt la forme d'une pyramide triangulaire (fig. 319, *k* et 321), à base courbe, appliquée contre l'épiderme (coiffe). Par exception, les Lycopodes et les Isoètes offrent, comme les Phanérogames, un groupe de cellules mères.

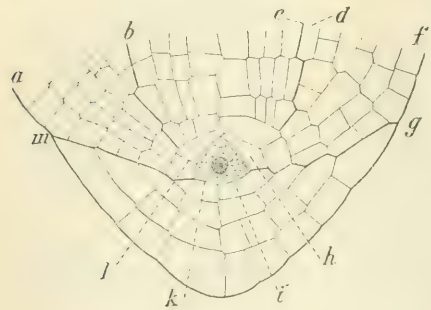


Fig. 319. — Coupe longitudinale axile du sommet de la racine de Ptéride (*Pteris hastata*). — *ab*, écorce; *bc*, méristème du cylindre central; *d*, niveau où l'endoderme commence à être différencié; *f*, future assise pilifère; *gm*, épiderme (4 assises); *i*, son assise la plus jeune (2 cellules sur la coupe); *k*, cellule initiale; *h*, segment le plus jeune détaché de *k*; *l*, première cloison, divisant le segment en deux cellules (gr. : 200).

Après une période de croissance, l'initiale d'une Fougère se cloisonne parallèlement à l'une de ses trois faces planes (fig. 320, *i*), conformément aux règles de la division cellulaire, et détache ainsi un segment (*b*), qui croît et se divise à son tour (5), pour constituer en définitive un groupe de cellules de méristème (en 7). Après quoi, la cel-

lule initiale reprend sa croissance et détache de la même manière un second segment (2), parallèlement à la seconde face plane, puis un troisième parallèlement à la troisième face plane ; enfin un quatrième, par une cloison courbe (4), parallèle à la face inférieure.

Les choses se continuent de la sorte au niveau de l'initiale pendant tout le temps que dure la croissance.

Le segment inférieur courbe se cloisonne à diverses reprises (fig. 319, 7) pour constituer en définitive une ou deux assises

Fig. 320. Fig. 321.

Fig. 320. — Cloisonnements de la cellule tétraédrique des Fougères. — *a*, cellule initiale ; 1, 2 (3 est en arrière), 4, cloisons successives ; *b*, premier segment latéral ; *c*, coiffe ; 5, cloison séparant l'écorce externe ; 6, cloison séparant l'écorce interne et le cylindre central ; 7, cloison délimitant l'endoderme (*d*).

Fig. 321. — Cellule mère tétraédrique de la racine (retournée) (comparer à la figure précédente). — *a*, cellule mère ; *b*, premier segment ; *cc*, cloison radiale, parallèle au plan de la figure précédente, pour le reste, comme fig. 320.

d'épiderme, qui se trouveront peu à peu refoulées vers le dehors par celles qui naîtront après elles.

Quant aux trois segments latéraux, en forme de table triangulaire, ils se comportent de la manière suivante, pour donner naissance à l'écorce et au cylindre central. Chacun d'eux se découpe d'abord en deux cellules inégales par une cloison radiale (fig. 321, *c*) ; puis apparaissent successivement deux cloisons tangentielles, d'abord la cloison 5 (fig. 320 et 321), puis 6. Cette dernière correspond à la limite séparatrice de l'écorce et du cylindre central, tandis que la cloison 5 marque la séparation entre l'écorce externe et l'écorce interne.

Les cloisonnements ultérieurs de ces diverses cellules varient avec les espèces et dépendent du nombre d'assises que renferme la structure définitive : on remarquera toutefois que l'endoderme s'individualise de bonne heure, à très petite

distance du sommet (fig. 319, *d*), par une cloison parallèle et extérieure à la cloison *6* (fig. 320, *7*), et ordinairement plus tôt que le péricycle.

On qualifie de *monacrorhizes*, les racines qui s'édifient, comme il vient d'être dit, par les cloisonnements d'une seule

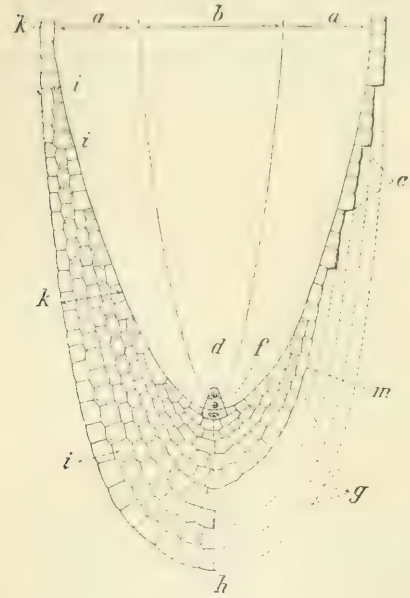


Fig. 322.

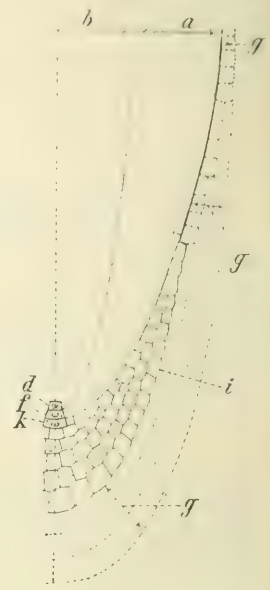


Fig. 323.

Fig. 322. — Mode d'exfoliation de l'épiderme radiculaire chez les Climacorhizes (Dicotylédones). *k*, première cellule de l'épiderme de la tige ; *a*, écorce ; *b*, cylindre central ; *k*, épiderme composé, supposé intact ; à droite, en pointillé (*g*), les parties exfoliées ; *iii*, calotte entière, ombrée ; *c*, *ii* (en haut), bases annulaires des calottes, qui ne s'exfolient pas ; *m*, limite de l'épiderme actuel (coiffe) ; *h*, *f*, *d*, initiales des trois régions.

Fig. 323. — Mode d'exfoliation de l'épiderme chez les Liorhizes (Monocotylédones...). Les calottes *gg* s'exfolient entièrement ; *i*, coiffe actuelle ; *dfk*, initiales. (Voy. aussi fig. 313.)

cellule initiale, et de *triacrorhizes*, celles qui offrent trois initiales ou trois groupes (Phanérogames...).

Mode d'exfoliation de l'épiderme ; origine de l'assise pilifère. — *a*) Chez les Cryptogames vasculaires, les calottes extérieures d'épiderme s'exfolient *intégralement*, et, par suite, l'épiderme composé ne subsiste qu'autour du sommet du membre (fig. 319, *gm*), sous forme de coiffe. Au-dessus de cette dernière, l'assise superficielle de la racine ou *assise pilifère* correspond à la *première assise du parenchyme cortical* (fig. 319, *fg*).

b) Chez toutes les Phanérogames monocotylédones (Graminées, Lilia-

cées...), ainsi que chez les Nymphéacées (Dicotylédones), il en est de même (fig. 323, *g*) : l'*assise pilifère* y est constituée aussi par la *première assise de l'écorce* (*a*).

c Chez les Dicotylédones autres que les Nymphéacées, ainsi que chez les Gymnospermes (Conifères...), les assises extérieures d'épiderme ne s'exfolient pas entièrement. Chacune d'elles subsiste latéralement (fig. 322, *c*), sur le corps de la racine, tandis qu'elle se détache à la longue, par suite de la gélification des membranes, sur le reste de son étendue (*g*).

De là résulte que l'assise superficielle du corps de la racine primaire, c'est-à-dire l'*assise pilifère*, ou l'assise appelée à le devenir, est bien ici de *nature épidermique*, et non corticale. Cette assise offre une surface brisée, dont les divers crans (*c*) correspondent à la limite de la portion

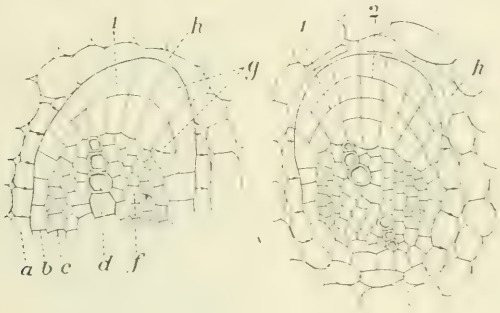


Fig. 324. Fig. 325.

Fig. 324. — Formation des radicelles de l'Hespéride (*Hesperis matronalis*). — *a*, endoderme ; *b*, péricycle ; *c*, faisceau libérien ; *d*, faisceau ligneux ; *f*, parenchyme central ; *g*, arc péricyclique rhizogène, déjà dédoublé par la cloison *1* ; *h*, cellules corticales en voie de digestion.

Fig. 325. — Etat plus avancé. — *2*, cloison séparatrice de l'épiderme et de l'écorce ; *1*, de l'écorce et du cylindre central (van Tieghem).

exfoliée d'une calotte épidermique et de la partie annulaire subsistante.

On voit donc que chez les Dicotylédones, où l'épiderme forme à la fois la coiffe et l'assise pilifère, la structure primaire comprend en réalité trois régions, comme nous l'avons fait remarquer plus haut (p. 233), et non pas deux régions seulement (écorce et cylindre central) comme chez les autres plantes vasculaires ; mais la délimitation de l'épiderme exige, on le voit, la connaissance du développement de la structure.

On nomme *liorhizes* les plantes chez lesquelles la surface de la racine est lisse au-dessus de la coiffe, à cause de l'exfoliation intégrale des calottes d'épiderme (Monocotylédones...), et *climacorhizes*, celles à surface en gradins (Dicotylédones...).

3. — Origine des radicelles. — Les radicelles naissent, sans exception, dans la profondeur de la racine mère : elles sont, en un mot, d'*origine endogène* (fig. 326, *c*).

1° Phanérogames. — Chez les Phanérogames, les radicelles procèdent chacune du *cloisonnement d'une petite lame de cel-*

lules péricycliques, ordinairement situées en face des faisceaux ligneux, ce qui explique dès l'abord pourquoi les radicelles sont disposées en rangées longitudinales sur la racine génératrice. Sur les sections transversales, ce groupe cellulaire apparaît sous forme d'un petit arc, l'*arc rhizogène* (fig. 324, *g*), qui comprend un nombre variable de cellules, selon les plantes ; il y en a sept, déjà dédoublées, dans la figure 324.

Ces cellules s'accroissent radialement, puis se subdivisent chacune par une cloison tangentielle (fig. 324, *i*), d'abord la

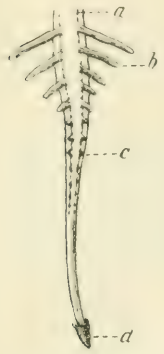


Fig. 326.

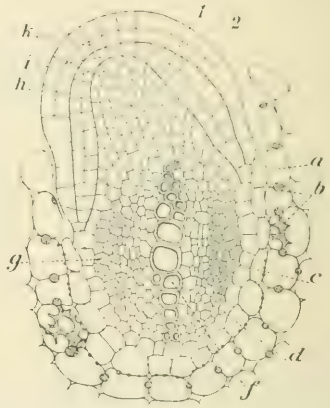


Fig. 327.

Fig. 326. — Racine de Lupin blanc. — *a*, endoderme ; *b*, radicelles, en quatre rangées rapprochées deux à deux ; *c*, *id.* en voie de sortie ; *d*, coiffe avec calottes extérieures mortifiées, non encore tombées (dans l'eau).

Fig. 327. — Section transversale d'une racine de Moutarde (*Sinapis alba*), passant par l'axe d'une radicelle. — *a*, assise sus-endodermique ; *b*, cadres d'épaississement (voir fig. 328) ; *c*, endoderme ; *d*, péricycle ; *f*, les deux faisceaux ligneux, unis en lame diamétrale ; *g*, liber ; *h*, initiale du cylindre central ; *i*, de l'écorce ; *k*, épiderme (2 assises) ; *1*, *2*, séparations des trois régions (van Tieghem).

cellule centrale, puis successivement toutes les autres. Des deux assises ainsi constituées, l'interne, en multipliant ses éléments, donnera l'ébauche du cylindre central de la radicelle (fig. 325) ; ses cellules médianes extérieures, ou l'unique cellule médiane (fig. 327, *h*), représentent désormais les initiales de cette région. L'assise externe subit un nouveau cloisonnement tangentiel (fig. 325, — 2) ; mais la subdivision ne gagne pas les cellules latérales, lesquelles restent simples. L'assise extérieure ainsi formée engendre l'épiderme composé (fig. 327, *k*), et l'intérieure, l'écorce (*i*) ; comme précédemment, la

ou les cellules médianes de chacune de ces formations (*k*, *i*) deviennent les initiales des régions correspondantes.

De tous ces cloisonnements résulte une ébauche de radicelle, en forme de mamelon (fig. 327), qui comprime plus ou moins les assises corticales adjacentes ; sa croissance et sa différenciation ultérieures s'opèrent ensuite, comme pour la racine constituée, par le jeu de ses trois groupes d'initiales.

En même temps, un *raccord* s'établit entre les tissus de même nature (faisceaux, parenchyme) de la radicelle et ceux de la racine mère.

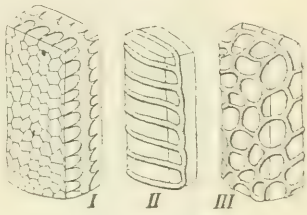


Fig. 328. — Cellules de l'assise sus-endodermique de la racine des Crucifères. — I, *Sinapis alba* (cadre tangentiel épais et réseau serré d'épaississement). — II, *Lepidium sativum* (cadre et bandes intérieures d'épaississement). — III, *Alyssum minimum* (cadre tangentiel et réseau d'épaississement interne et latéral). Voy. aussi fig. 327. (gr. : 250) (Van Tieghem).

Sortie des radicelles. — Pour arriver au dehors, les jeunes radicelles ne déchirent pas l'écorce de la racine mère.

Leur épiderme stratifié (fig. 327, *k*), encore intact, sécrète un suc, sans doute diastasique, qui attaque et liquéfie de proche en proche les membranes (fig. 325, *h*), ainsi que le contenu des cellules corticales, situées sur leur passage (Crucifères) ; bien probablement, la jeune racine se nourrit ensuite des produits de cette digestion.

Ce travail est parfois dévolu à la portion de l'endoderme de la racine mère qui recouvre la radicelle (fig. 329, *a*) : pour ne pas la confondre avec l'épiderme radicellaire, on lui a donné le nom de *poche digestive*.

La poche endodermique est tantôt simple (Rhubarbe, fig. 329), tantôt stratifiée par suite de cloisonnements tangentiels (Morelle, fig. 330, *a*) : elle entoure la radicelle pendant toute la traversée de l'écorce, et ce n'est que lorsque la jeune racine pointe au dehors qu'elle s'exfolie, mettant à nu l'épiderme composé, encore intact, mais bientôt appelé à subir les exfoliations qui le réduiront, comme l'on sait, à l'état de coiffe (Monocotylédones), ou à l'état de coiffe et d'assise pilifère (Dicotylédones).

Dispositions isostique et diplostique des radicelles. — Quand le nombre des faisceaux ligneux de la racine mère est au moins de trois, les radicelles naissent régulièrement en face de ces faisceaux dans le péricycle, et il y a alors autant de rangées de radicelles que de faisceaux ligneux ; c'est la *disposition isostique* (fig. 331, II). Le Pois, par exemple, qui a trois faisceaux ligneux dans son pivot, porte aussi trois rangées de radicelles primaires ; la Fève, avec cinq ou quatre faisceaux ligneux, émet cinq ou quatre rangées de radicelles.

Au contraire, dans les plantes où le nombre des faisceaux ligneux se réduit à deux, ce qui a lieu fréquemment déjà dans

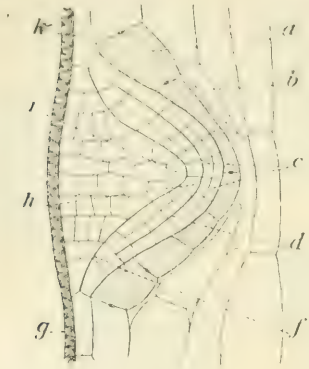


Fig. 329.

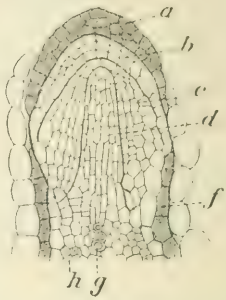


Fig. 330.

Fig. 329. — Coupe longitudinale d'une jeune radicelle de *Polanisia uniglandulosa*. — *a*, poche digestive endodermique simple ; *b*, cellules corticales en voie de digestion ; *c*, épiderme ; *h*, écorce ; *i*, initiale du cylindre central ; *d*, *f*, cloisons séparatrices des trois régions ; *g*, vaisseau extérieur spiralé ; *k*, péricycle.

Fig. 330. — Section transversale d'une radicelle de Renoncule (*R. Flammula*). — *a*, poche digestive composée ; *b*, *c*, *d*, épiderme, écorce et cylindre central ; *f*, endoderme ; *g*, faisceau ligneux ; *h*, faisceau libérien (Van Tieghem).

le pivot (Crucifères, fig. 327, *f*), et toujours dans les radicelles d'un certain ordre chez les plantes à pivot plurifasciculé (p. 237), les radicelles s'organisent, non plus en face des faisceaux ligneux, mais quelque part dans l'intervalle compris entre les faisceaux ligneux et les faisceaux libériens (fig. 331, I).

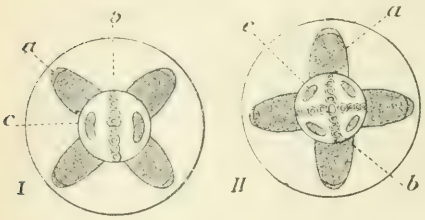


Fig. 331 et 332. — Disposition diplostique et isostique des radicelles (fig. schématique). — I, racine binaire avec quatre rangs de radicelles (*a*) ; *b*, les deux faisceaux ligneux, unis, sans moelle interposée ; *c*, faisceaux libériens. — II, racine à quatre faisceaux, avec quatre séries de radicelles (*a*), nées en face des faisceaux ligneux (*b*) (van Tieghem).

Il résulte de là qu'*avec deux faisceaux ligneux*, il y a constamment *quatre rangées de radicelles*. Seulement, ces rangées peuvent être rapprochées deux à deux des faisceaux ligneux, au point que parfois il semble n'y en avoir que deux en tout (Radis, Lupin, fig. 326). C'est là la *disposition diplostique*.

2° **Cryptogames vasculaires.** — Les Cryptogames vasculaires offrent cette particularité de développer leurs radicelles, non dans le péricycle, mais *dans l'endoderme de la racine mère*, en face des faisceaux ligneux ; en outre, chaque radicelle naît d'*une seule cellule génératrice* (fig. 333, 334).

Par exception à la règle diplostique, les Fougères, etc., dont la racine est d'ordinaire binaire, ne portent que *deux rangées longitudinales de radicelles*.

La cellule endodermique rhizogène (fig. 334), plus grande

Fig. 333.

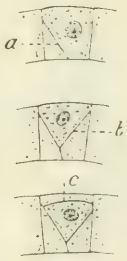


Fig. 334.

Fig. 333. — Radicelle de Cératoptéride (*Ceratopteris thalictroides*), traversant obliquement l'écorce de la racine mère (*c*). — *a*, endoderme continu, différencié très près du sommet ; *b*, lacunes de l'écorce mère ; *d*, cellule initiale (Gr. : 150) (Poirault).

Fig. 334. — Cellule mère primordiale de la radicelle. — *a*, *b*, *c*, cloisons successives, isolant la cellule mère tétraédrique définitive.

que les cellules voisines, se constitue rapidement, par des cloisons latérales obliques (*a*, *b*) à l'état de pyramide triangulaire, semblable à l'initiale de la racine constituée (fig. 333, *d*) ; après quoi, les choses se passent exactement comme pour cette dernière.

La poche digestive, quand elle existe, est constituée ici aux dépens de l'assise corticale sus-endodermique.

Ajoutons que, chez les Fougères, les racines principales sont *toutes latérales* et naissent, comme les radicelles qu'elles engendrent, du cloisonnement précoce d'une cellule endodermique de la tige, à petite distance du sommet (fig. 399, *f*).

CHAPITRE II

LA TIGE

Définition. — La tige est le membre de la plante qui fait suite à la racine et qui se développe dans l'atmosphère pour y épanouir les feuilles. La zone circulaire de jonction de la tige et de la racine, marquée par la différence de teinte des deux membres, porte le nom de *collet* (fig. 297, au-dessus de *b*).

Fig. 335. — *a*, bourgeon terminal ; *b*, nœud ; *c*, entrenœud ; *c'*, aisselle ; *d*, feuille ; 1,1 ; 2,2 ; 3,3, les trois rangées de feuilles (divergence 1/3).

La tige n'existe pas seulement, comme la racine, chez les plantes vasculaires, mais encore, à l'état plus ou moins différencié, chez les plantes cellulaires [Mousses, divers Thallophytes (Caulerpe, fig. 77, *b* ; Sargasse)].

Tige aérienne ; rhizome. — Parfois entièrement aérienne, la tige offre le plus ordinairement une portion inférieure souterraine, dont l'aspect extérieur et même la structure sont bien distincts de ceux de la portion aérienne. La teinte brune de la partie souterraine, qui rappelle celle de la racine, lui a valu le nom de *rhizome* (fig. 346, *a*).

Fréquemment le rhizome est la seule partie vivace de la plante, la seule qui, au printemps, régénère les autres membres ; tel est le cas du tubercule de la Morelle tubéreuse ou Pomme de terre (fig. 349). Dans l'Iris (fig. 293, *b*), c'est un rhizome vivace, garni de racines adventives, qui émet annuellement les feuilles aériennes et les tiges florifères.

Nœuds et entrenœuds. — On nomme *nœud* (fig. 335, *b*) la zone d'insertion d'une feuille sur la tige, et *entrenœud* (*c*) l'intervalle compris entre deux nœuds consécutifs.

Comme pour la racine, considérons successivement la *morphologie externe* et la *structure* de la tige.

I. — MORPHOLOGIE EXTERNE DE LA TIGE

1° **Tige aérienne.** — Composée d'une suite de nœuds et d'entrenœuds, la tige aérienne se termine par un groupe de jeunes feuilles, arquées sur le sommet de la tige, avec lequel elles constituent le *bourgeon terminal* (fig. 335, *a*).

Comme le reste du membre, ce bourgeon comprend une succession de nœuds et d'entrenœuds, mais fort rapprochés.

A mesure que la tige s'allonge, la foliole inférieure du bourgeon s'épanouit, parce que sa croissance devient prédominante sur sa face interne ou ventrale ; par là même, un nouvel entrenœud se dégage du bourgeon.

En même temps que ce dernier s'ouvre ainsi par la base, de nouvelles feuilles prennent naissance, à proximité du sommet, par une multiplication locale de certains éléments de méristème (fig. 468, *a*) : le bourgeon reste ainsi semblable à lui-même.

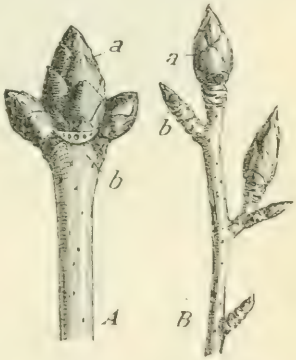


Fig. 336. — A, *a*, bourgeons du Marronnier ; *b*, cicatrice d'attache d'une feuille, avec la trace de cinq faisceaux libéroligneux. — B, *a*, bourgeon à fleurs du Poirier ; *b*, *id.*, à feuilles.

Bourgeons axillaires. — A l'aisselle (*c'*) des feuilles se développent des *bourgeons axillaires*, germes d'autant de pousses feuillées. D'ordinaire très apparents, ils peuvent, dans certaines plantes (Platane, Robinier), rester inclus dans une sorte de petite chambre creusée à la base du pétiole de la feuille ; même, cette chambre est close chez les Robiniers.

Certains bourgeons renferment, outre de jeunes feuilles, l'ébauche d'une inflorescence : de là la distinction des *bourgeons à feuilles* ou *à bois* (fig. 336, B, *b*), qui donnent simplement une pousse feuillée, et des *bourgeons à fleurs* (*a*), ordinairement plus renflés (Poirier, Pêcher...), qui produisent en outre, ou même exclusivement, une inflorescence.

Cicatrices foliaires. — En tombant, les feuilles d'arbres laissent sur la tige une *cicatrice* subérifiée (fig. 336, A, *b*), de forme variable avec l'espèce, avec la trace des faisceaux vasculaires qui raccordaient la feuille à la tige. On remarque en

outre, de distance en distance, des *groupes annulaires de cicatrices* (fig. 337, *b*), qui correspondent aux écailles enveloppantes *a* des bourgeons, lesquelles se détachent au printemps, lors de l'éclosion des feuilles proprement dites (*a'*).

Fig. 337. Fig. 338.

Fig. 337. — Rameau de Hêtre. — *a*, écailles tombantes du bourgeon; *a'*, feuilles jeunes, encore plissées et ciliées; *b*, *b*, groupes de cicatrices, laissées par les écailles des bourgeons des années successives.

Fig. 338. — Rameau de Hêtre avant l'épanouissement. — *a*, écailles protectrices des bourgeons; *b*, cicatrices des écailles du bourgeon des années précédentes.

qu'elles ont pour rôle d'abriter : le nombre de ces groupes, échelonnés le long d'une branche (fig. 338), donne l'âge de cette dernière, l'intervalle entre deux groupes consécutifs correspondant régulièrement à la pousse, de longueur très variable, d'un an.

2° **Rhizomes.** — Les caractères précédents s'appliquent aux tiges souterraines (fig. 293, *b*). Toutefois, leur teinte est blanchâtre ou brune, et non verte, comme celle des tiges aériennes jeunes ; leurs feuilles restent réduites à l'état de petites écailles incolores ou jaunâtres ; enfin, les rhizomes portent norma-

lement de nombreuses racines adventives (Iris, Fougères...).

D'autre part, tandis que la tige aérienne principale est dressée verticalement dans l'atmosphère, il n'est pas rare que le rhizome rampe horizontalement dans le sol, comme dans la Laiche (*Carex*) (fig. 339, *ag*), le Chiendent, le Polygonate (Sceau de Salomon, fig. 346).

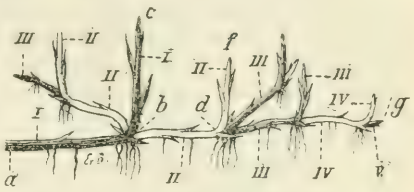


Fig. 339. — *ag*, rhizome sympodique. — I, I ; II, II..., pousses successives ; *ab*, *bd*, portions souterraines de deux pousses, dans le prolongement l'une de l'autre ; *bc*, *df*, leurs portions aériennes. — *ag* est un sympode.

La présence d'écailles et de bourgeons suffit normalement à distinguer un rhizome d'une racine ; à défaut de ces formations, il y aurait lieu d'invoquer la structure anatomique.

3° Bourgeons adventifs. — Outre les bourgeons normaux, terminaux et axillaires, dont il a été précédemment parlé, les divers membres de

Fig. 340.

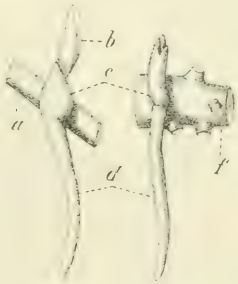


Fig. 341.

Fig. 340. — Base d'une feuille d'Aspide (*Aspidium aculeatum*), portant de nombreux bourgeons adventifs.

Fig. 341. — *a*, fragment de racine ; *f*, fragment de tige d'Ophioglosse, portant des bourgeons *c* ; *d*, racines ; *b*, première feuille (Poirault).

la plante peuvent en produire d'autres en des points indéterminés : on les qualifie alors de *bourgeons adventifs*.

Cette propriété est fréquemment utilisée dans le bouturage. On sait déjà que certaines feuilles détachées (Bégonia, Camellier) engendrent assez facilement des racines adventives au contact du sol humide ; or, au niveau de ces racines s'organisent en outre des bourgeons adventifs, germes de pousses feuillées, qui complètent la plante.

De semblables bourgeons peuvent naître d'ailleurs sur les feuilles de

la plante intacte, comme il arrive chez diverses Fougères (fig. 340), le long du pétiole principal et à la base des segments.

Racines gemmipares. — Notons enfin qu'un assez grand nombre de Phanérogames développent régulièrement des *bourgeons sur leurs racines* notamment diverses Rosacées (Rosier, Ronce, Pommier, Poirier, Prunier), le Noisetier, le Chou, le Liseron.

Parmi les Cryptogames vasculaires à *racines gemmipares*, on peut citer l'Ophioglosse (fig. 341, *a*) : dans cette plante, la première ébauche des bourgeons apparaît déjà sous la coiffe de la racine, par conséquent au voisinage immédiat de la cellule initiale.

Ce bourgeonnement s'effectue très bien aussi par voie de bouture : de simples fragments de racine d'Ophioglosse, abandonnés dans l'eau ou sur la terre humide, se couvrent bientôt de bourgeons adventifs (*c*), ainsi d'ailleurs que de racines (*d*).

En règle générale, les *bourgeons radicaux sont endogènes*, et non exogènes comme les bourgeons de la tige.

4° **Ramification de la tige.** — La ramification de la tige s'entend de deux manières : d'une part, la production des rameaux successifs sur la tige primaire, d'autre part la production des feuilles.

Rameaux et feuilles résultent d'un *accroissement transverse local* de la tige.

Le *port* de la tige dépend essentiellement de son mode de ramification.

Normalement les rameaux naissent du développement des bourgeons situés à l'aisselle des feuilles (fig. 342) : la ramification est dite *axillaire*. Chaque feuille n'a d'ordinaire qu'un seul bourgeon à son aisselle, et il peut manquer çà et là; mais il arrive aussi qu'il s'en produise plusieurs (*bourgeons sériés*), comme dans le Prunier, le Robinier Faux-Acacia, le Noyer (5 à 12 par aisselle). Dans ce dernier cas, il est rare que tous les bourgeons se développent à la fois ; l'un d'eux prend l'avance et occasionne l'atrophie des autres.

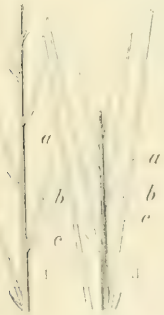


Fig. 342. — I, ramification en grappe ; *a*, tige principale ; *b*, rameaux axillaires ; *c*, feuilles. — II, ramification en cyme ; *a*, rameaux dépassant le sommet de la tige principale *c*.

La ramification est dite *extra-axillaire*, lorsque les rameaux procèdent du développement de bourgeons adventifs, situés ailleurs qu'aux aisselles foliaires (fig. 341, *f*). Dans la Vigne notamment, on trouve, en opposition régulière avec certaines feuilles (fig. 408, B), un bourgeon, qui s'allonge en une vrille d'attache, ou bien donne une grappe de fleurs.

Pour faciliter le développement des bourgeons latéraux,

qui souvent restent étouffés, à cause du développement actif du bourgeon terminal, on procède, pour diverses plantes ornementales (Verveine, Réséda...), à des *pincements*, c'est-à-dire que l'on sectionne la portion supérieure de la tige : la ramification acquiert alors une grande vigueur, et la plante,

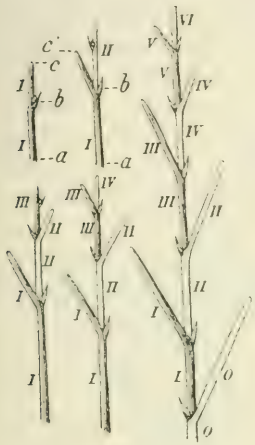


Fig. 343.

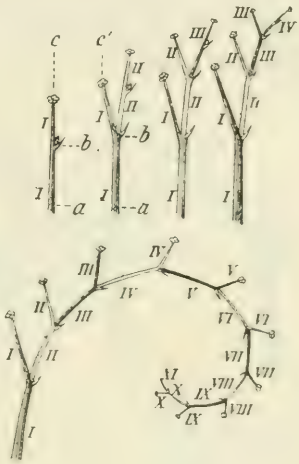


Fig. 344.

Fig. 343. — Formation de la cyme hélicoïde. — *b*, feuille et bourgeon axillaire (donnant le rameau II); les rameaux successifs I, I ; II, II ; ... sont alternativement représentés en noir et en blanc. La portion rectiligne hétérogène O-VI est un sympode.

Fig. 344. — Formation de la cyme scorpioïde. — *b*, bractée et bourgeon axillaires, donnant le rameau II ; *c*, fleur. La portion arquée I-XI est un sympode.

plus touffue, produit aussi un plus grand nombre de fleurs.

De la même manière, les Saules *têtards*, réduits au tronc, se couvrent de très nombreux rejets.

a) Tige non ramifiée. — Il arrive que la tige s'accroisse simplement par le bourgeon terminal, sans produire de rameaux végétatifs, comme c'est le cas pour les Palmiers, dont le tronc en colonne ou *stipe* se termine simplement par un large bouquet de feuilles. Tantôt les bourgeons situés à l'aisselle de ces feuilles avortent, tantôt ils se développent en pousses fructifères.

b) Ramification normale : grappe ; cyme. — Le cas inverse du précédent est celui où les bourgeons se développent régulièrement en rameaux, dans l'ordre même de leur apparition, c'est-à-dire de la base au sommet de la tige principale (Sapin,

Araucarier... : l'ensemble offre alors la forme d'une *grappe* conique (fig. 342, I), qui trouve son analogue dans la racine pivotante, où en effet les radicelles vont aussi en décroissant de la base au sommet.

Quand la tige principale cesse de s'allonger au bout d'un temps relativement court, par exemple après un pincement, ou par suite de la formation d'une fleur, les rameaux, stimulés dans leur croissance, ne tardent pas à la dépasser, et la grappe revêt la forme de buisson, caractéristique du Coudrier, et analogue de celle d'une racine fasciculée. On donne le nom de *cyme* à ce second mode de ramification, dans lequel la tige principale n'acquiert qu'un développement restreint, contrairement aux rameaux, qui la dépassent (fig. 342, II).

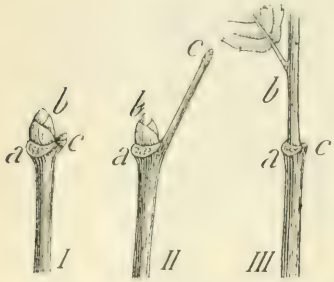


Fig. 345. — Formation du sympode dans l'Orme. — I, *c*, bourgeon terminal avorté ; *a*, cicatrice de la feuille, à l'aisselle de laquelle se trouvait le bourgeon *b*, maintenant déjà dans le prolongement de la tige. — II, *c*, pousse grêle et bientôt desséchée, donnée quelquefois par le bourgeon terminal déjeté. — III, *b*, pousse née du bourgeon axillaire, prolongeant la tige qui lui a donné naissance et formant avec elle un sympode ; *c*, bourgeon terminal desséché.

On étudiera plus en détail la grappe et la cyme, à propos des inflorescences (voy. *Fleur*).

c) Ramification sympodique. — Dans les exemples précédents, les rameaux des générations successives sont bien distincts les uns des autres.

Il peut arriver que les portions inférieures des rameaux d'ordre successif se placent plus ou moins complètement dans le prolongement les unes des autres (fig. 339, *ag*), de façon à simuler une tige simple qui aurait produit sur ses flancs des rameaux, alors qu'en réalité on a affaire à une succession de tronçons nés les uns des autres.

Le complexe ainsi constitué se nomme *sympode ;* il n'est qu'un cas particulier de la cyme, celui de la *cyme* dite *unipare*, dans laquelle chaque rameau ne donne qu'*un seul* rameau de l'ordre suivant, au lieu d'en produire plusieurs.

Sympode hélicoïde ; sympode scorpioïde. — Le sympode (fig. 343) se développe de la manière suivante. Le rameau *II*, né à l'aisselle d'une feuille (*b*), prenant un développement plus marqué que l'extrémité supé-

rieure (*I*, *bc*) de la tige primaire, déjette petit à petit cette dernière sur le côté (*bc'*) et prend sa place, prolongeant ainsi plus ou moins directement la portion inférieure (*I*, *ab*) de la tige ; parfois même, la pousse terminale *bc* avorte (voy. aussi fig. 345, *c*). De la même manière, le rameau *III* viendra se placer dans le prolongement de la portion inférieure *II* du rameau précédent, en rejetant latéralement la partie terminale de ce même rameau, etc. Le sympode définitif (fig. 343, *O-VI*) se compose donc bien des portions basilaires de rameaux d'ordre successif.

Seulement, deux cas peuvent se présenter. Ou bien, les rameaux sympodiques successifs, *I*, *II*, *III*,... se développent *alternativement à*

Fig. 346. — Polygonate commun (*Polygonatum vulgare* ou Sceau de Salomon, 0m,60) (Liliacée). — *a*, rhizome sympodique (comparer à la figure 339) ; *b*, cicatrice laissée chaque année par la tige aérienne caduque *d* ; *ab*, un des articles du rhizome, base persistante du rameau annuel, actuellement représenté par *bdf* ; *g*, *f*, fleurs et fruits ; *h*, *id*, grossis ; *c*, racines adventives.

droite et à gauche sur leurs rameaux générateurs (fig. 343), et alors le sympode, ondulé ou rectiligne, est dit *hélicoïde* (Saule, Bouleau) ; ou bien les rameaux sympodiques naissent *toujours du même côté*, toujours à droite par exemple, sur les rameaux générateurs, auquel cas le sympode, recourbé en crosse, est dit *scorpioïde* (fig. 344) : il porte alors sur son bord convexe toutes les portions terminales déjetées (*I*, *bc'*...) des rameaux successifs (inflorescence des Borraginées).

Exemples de sympodes. — La végétation sympodique est très nette dans le Tilleul, dans l'Orme (fig. 345) : dans ces

plantes, le bourgeon terminal des pousses successives (*l. c*) s'atrophie et occasionne le développement plus marqué, ainsi que la déviation, des pousses latérales d'ordre suivant (*b*).

Elle est particulièrement frappante dans certains rhizomes et tiges rampantes (Fraisier.... fig. 339). Dans le Polygonate ou Sceau de Salomon, par exemple (fig. 346), les divers articles (*ab*) du rhizome ne sont pas autre chose que les portions basilaires des pousses annuelles successives, nées les unes des autres, pousses dont la portion terminale (*df*), beaucoup plus développée, est aérienne; en automne, la portion aérienne de la pousse de l'année disparaît, en laissant sur l'article basilaire, souterrain et vivace, une cicatrice ou *sceau* circulaire. Le nombre des articles placés ainsi bout à bout, ou encore celui des cicatrices, donne donc l'âge de la portion de sympode considérée.

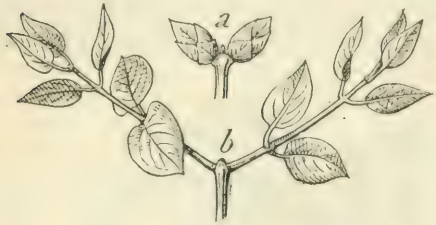


Fig. 347. — *a*, bourgeons latéraux du Lilas, et, entre eux, le bourgeon terminal avorté; *b*, bourgeon terminal avorté et fausse dichotomie.

Au printemps, le bourgeon qui termine l'extrémité antérieure du rhizome donne un nouvel article souterrain, ainsi que la tige aérienne florifère de l'année, qui en est le prolongement naturel.

Fig. 348. — Extrémité d'une branche du thalle dichotomique du Dictyote (Algue brune). — I, cellule terminale unique divisée en deux autres par une cloison médiane, origine d'une *dichotomie vraie*. — II, ébauche des deux branches de la dichotomie (gr. : 120).

d) Fausse dichotomie. — Lorsque les feuilles sont opposées, c'est-à-dire insérées deux à deux l'une en face de l'autre au même nœud, les rameaux axillaires naissent aussi par groupes de deux opposés, et comme les paires successives de feuilles se croisent à angle droit, il en est de même des rameaux.

Or, il arrive, avec l'âge, que la pousse que devrait former le bourgeon terminal de la tige au dessus de la paire de feuilles la plus élevée avorte (fig. 347, *b*) : dans ce cas, les branches

nées des bourgeons (*a*), situés à l'aisselle de ces feuilles, simulent une dichotomie, qui va ensuite se répétant sur les branches elles-mêmes. On a des exemples nets de cette *fausse dichotomie* (cyme *bipare*) dans le Lilas et le Gui.

La *dichotomie vraie*, dans laquelle c'est le sommet végétatif même de la tige qui se bifurque, est extrêmement rare chez les plantes vasculaires [Psilote (Cryptogame vasculaire)], mais par contre assez fréquente chez certaines Algues (fig. 348) et chez quelques Muscinées à thalle ou Hépatiques.

Dans le genre Dictyote (Algue brune), par exemple, c'est bien l'unique cellule terminale du rameau qui se dédouble (fig. 348, I), pour donner lieu à la dichotomie vraie (II).

5° Tubérisation de la tige. — Comme la racine, la tige peut

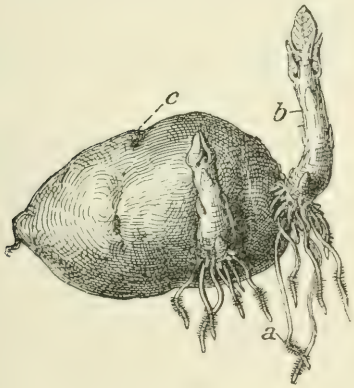


Fig. 349.

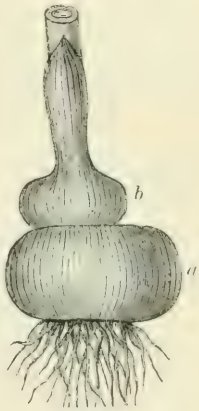


Fig. 350.

Fig. 349. — Tubercule de Morelle tubéreuse ou Pomme de terre, en germination. — *a*, racines adventives avec région pilifère apparente; *b*, pousse feuillée; *c*, bourgeons non encore développés.

Fig. 350. — *a*, bulbe solide (rhizome tubéreux) de Safran ; *b*, bulbe de remplacement.

se tubériser localement, en emmagasinant des matières nutritives, destinées à être ultérieurement consommées.

Le tubercule de la Morelle ou Pomme de terre (fig. 349), par exemple, représente un rameau souterrain, dont le parenchyme, surtout le parenchyme central, énormément accru, est gorgé de fécule : les tubercules de l'Hélianthe tubéreux ou Topinambour, si riches en inuline, sont de même nature ; ceux de l'Épiaire tubéreuse (*Stachys tuberifera*), dits *crosnes* du Japon (voy. *Réserves*, fig. 650), montrent distinctement

leurs entrenœuds successifs, contrairement aux exemples précédents.

Citons encore : le tubercule du Cyclamen, qui provient de l'accroissement d'un seul entrenœud à la base de la tige ; ceux du Safran (fig. 350), du Glaïeul, qui consistent en un rhizome épaissi, entouré seulement de quelques écailles foliacées, ce qui les fait qualifier parfois de *bulbes solides*. Au-dessus du tubercule de l'année (*a*), qui se détruit à la fin de la végétation, on remarque, à la base de la tige feuillée actuelle, le tubercule de remplacement (*b*), destiné à alimenter la plante de l'année suivante, laquelle est déjà représentée par un bourgeon.

La tige aérienne se tubérise dans son entrenœud inférieur chez le Navet (*Brassica Napus*) et la Rave (*B. Rapa*), et cette portion caulinaire charnue se continue sans démarcation nette avec le pivot de la racine, lui-même épaissi. Dans la Carotte et la Betterave, la portion supérieure du tubercule, qui verdit à la lumière, correspond aussi à la base charnue de la tige, tout le reste appartenant à la racine.

6° Spinescence de la tige. — Si la tige se gorge fréquemment de principes de réserve, inversement elle peut, par sclérification, se transformer en une épine protectrice, tantôt simple, comme dans le Prunier épineux ou l'Aubépine (fig. 631, *g*), tantôt ramifiée, comme dans le Févier (*Gleditschia*).

Dimensions de la tige. — La hauteur de la tige aérienne *dressée* dépasse rarement 100 mètres, même sous les climats chauds et humides des tropiques, où les couches élevées de l'air conservent une température favorable à une végétation active.

Le tronc du Séquoyer de Californie, Conifère dont le port rappelle celui du Sapin, s'élève parfois à 130 mètres, avec un diamètre de base de 6, 8 et jusqu'à 14 mètres ; celui des Eucalyptes d'Australie (Myrtacées), relativement plus grêle, dépasse cette hauteur et s'élève exceptionnellement à 160 mètres.

L'Adansonier ou Baobab du Sénégal (Malvacée) se fait remarquer, non par son élévation, puisque son tronc, extrêmement rameux, ne mesure guère plus de 30 mètres de haut, mais par son énorme épaisseur : le diamètre du tronc à la base atteint en effet fréquemment 10 mètres, soit plus de 30 mètres de pourtour. Le Peuplier et le Châtaignier peuvent acquérir à la longue la moitié de cette épaisseur.

Il convient de citer encore certains Palmiers, dont le stipe pourtant grêle, puisqu'il est dépourvu de couches annuelles d'épaississement, s'élève parfois à plus de 50 mètres.

Quant la tige est *grimpante*, et par suite soutenue, elle peut acquérir une longueur beaucoup plus considérable encore ; certaines Lianes de Ceylan, par exemple, arrivent à dépasser 300 mètres. Il en est de même

pour diverses Algues flottantes : les Sargasses flageants, en particulier, qui se maintiennent à la surface de la mer, grâce aux flotteurs ovoïdes qu'ils portent à l'aisselle de leurs feuilles (voy. *Algues*), peuvent atteindre des kilomètres de longueur et par suite couvrir à la longue, en s'enchevêtrant, de vastes étendues marines (mer des Sargasses).

Durée de la tige. — Les végétaux sont dits *monocarpiques* ou *polycarpiques*, selon qu'ils fructifient une ou plusieurs fois au cours de leur existence.

Au point de vue de leur durée, les plantes monocarpiques se répartissent en *annuelles*, qui fructifient dès la première année, avant le retour de l'hiver, puis se dessèchent et meurent (Céréales, Sarrazin, Haricot, Pois...); *bisannuelles* (Laitue, Carotte, Betterave), qui ne fructifient qu'à la fin de la seconde année, la première étant exclusivement consacrée à l'élaboration de réserves nutritives (sucre...), nécessaires à l'édification de la tige florifère de la seconde année ; enfin *pluriannuelles*, qui vivent un temps plus considérable encore à l'état végétatif, pour ne fructifier qu'au cours de leur dernière année d'existence.

Fig. 351. — Aloès (Liliacée), plante polycarpique (1m,50).

A ce dernier groupe se rattachent les Agaves (Amaryllidées), dont la longue grappe de fleurs verdâtres n'apparaît qu'au bout de 10 à 20 ans dans ses stations d'origine (Mexique, Antilles), et beaucoup plus tard dans nos serres; elle s'élève dans le premier cas jusqu'à 8 mètres de hauteur, à 2 ou 3 mètres seulement dans le second.

Les plantes polycarpiques ou *vivaces* subsistent après chaque fructification, tantôt à la fois par leur tige aérienne et leur racine (arbres), tantôt seulement par un rhizome muni de racines adventives (Iris), ou uniquement un rhizome (Pomme de terre), une racine (Dahlia) ou un bulbe (Lis). Dans les cas où la portion aérienne de la plante se flétrit chaque année après la fructification. (fig. 346), c'est un bourgeon qui la reconstitue l'année suivante.

Les plantes polycarpiques peuvent de la sorte subsister pendant des siècles entiers, comme l'attestent non seulement les dates des semis, mais encore la structure du bois dans les espèces arborescentes (voy. *Age des arbres*, p. 347). Le Peuplier noir peut dépasser 500 ans ; le Séquoyer, le Cyprès, le Baobab et le Dragonnier, les plus remarquables de toutes les plantes par leur longévité, peuvent atteindre l'énorme durée de 3 000 à 6 000 ans : un Séquoyer de Californie, de 5 mètres environ de diamètre et de

102 mètres de hauteur, a accusé près de sept siècles de durée, d'après le nombre des rondelles concentriques de son bois.

Limite de taille et de longévité. — Deux causes principales limitent la croissance et la longévité des arbres.

D'abord, au fur et à mesure qu'ils s'élèvent dans l'atmosphère, ils sont exposés à une température de plus en plus basse, à un climat de moins en moins favorable, qui entrave leur végétation. Aussi bien est-ce dans la zone torride que se rencontrent le plus grand nombre des géants du Règne végétal, tandis que la végétation reste buissonnante et rabougrie dans la zone arctique ou dans la zone alpine. On peut remarquer, du reste, qu'un arbre âgé, à cime très élevée, produit presque toujours des feuilles sensiblement plus petites qu'un individu jeune de la même espèce et de la même station.

En second lieu, on constate qu'avec l'âge, les couches intérieures du bois de l'arbre, qui sont aussi les plus anciennes, ne servent plus à la conduction de la sève, mais simplement au soutien, et finissent par se désorganiser, s'émietter, comme on le constate si nettement dans les vieux troncs creux des Saules et des Tilleuls. Dès lors, le bois actif ne formant plus qu'une couche relativement mince contre la zone cortico-libérienne de l'arbre, il arrive un moment où il ne transmet plus à la cime feuillée, de plus en plus vaste, qu'un aliment insuffisant ; à partir de ce moment, la végétation devient languissante, les branches se dessèchent graduellement, et la plante entière finit par périr d'épuisement.

Si, par impossible, la nutrition de l'arbre pouvait être indéfiniment assurée dans ces conditions, comme il semble presque que ce soit le cas pour les espèces géantes précédemment citées, il n'y aurait évidemment d'autre limite à la durée de la plante que celle qui lui est imposée par loi de Nature.

II. — STRUCTURE DE LA TIGE

Définition. — L'étude anatomique de la tige comporte, comme celle de la racine, trois parties.

Il y a lieu, en effet, de considérer successivement :

1° La *structure primaire*, structure typique, bien distincte de celle de la racine, et réalisée à petite distance du sommet ; on dira, à propos de cette structure, comment s'établit le *passage de la tige à la racine ;*

2° Le *développement de la structure primaire*, qui est à rechercher dans le méristème terminal, lui-même issu des *cellules initiales* ou *histogènes*, qui occupent l'extrémité même du sommet végétatif (p. 287) ;

3° Enfin la *structure secondaire*, caractérisée par l'adjonction annuelle de tisssus d'épaississement à la structure primaire (p. 337).

1. — Structure primaire de la tige. — La section transversale d'une pousse jeune (fig. 353) offre à considérer trois régions : l'*épiderme* (*a*), l'*écorce* (*b*) et le *cylindre central* ou *stèle* (*dm*).

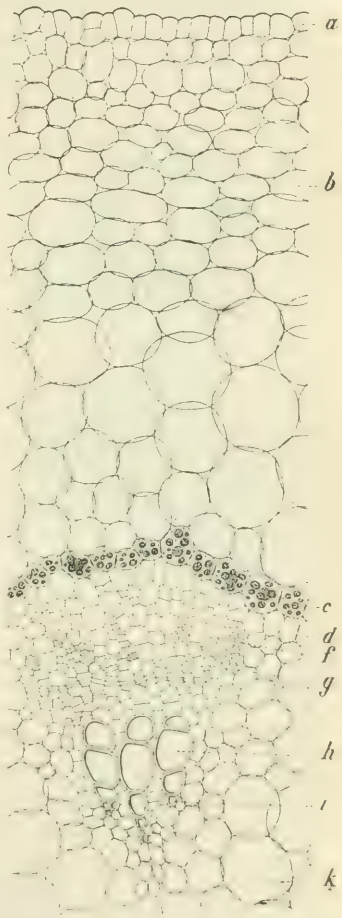


Fig. 352. — Coupe transversale de tige primaire de Ricin. — *a*, épiderme ; *b*, écorce ; *c*, endoderme (on y a figuré les grains d'amidon composés des chloroleucites) ; *d*, péricycle ; *fg*, faisceau libérien ; *f*, tubes criblés ; *g*, parenchyme libérien ; *hi*, faisceau ligneux ; *h*, vaisseaux ponctués ; *i*, vaisseaux spiralés ; *k*, moelle (gr. : 100).

1° Epiderme. — L'épiderme ou assise superficielle de la tige (fig. 354, *b*) est formé essentiellement de *tissu cutineux*, qui protège le membre (p. 173) et de *stomates* (*f*), qui assurent la libre communication des tissus profonds avec l'atmosphère.

Il se cloisonne parfois tangentiellement, pour donner lieu notamment au *parenchyme aquifère* (*Ficus*, fig. 207, *cd*).

Les cellules épidermiques sont d'ordinaire aplaties tangentiellement ; leur section transversale est rectangulaire. Pour bien se rendre compte de la forme de ces éléments, il faut examiner à plat un petit lambeau d'épiderme, arraché de la tige (fig. 354, II) ; on voit alors les stomates trancher nettement, par leur teinte verte et leur contour ovale, avec les cellules épidermiques ordinaires, dont le contour est sinueux ou polygonal, et le contenu pauvre en chlorophylle.

La plus grande dimension des cellules de l'épiderme (fig. 449) est d'ordinaire dirigée suivant l'axe de la tige, et il en est de même dans les feuilles (Blé, Lis) ; quant aux stomates, ils sont souvent disposés en files longitudinales nettes (Lis, Iris, fig. 227, *b*), et leur ostiole

est orientée parallèlement à l'axe de la tige (fig. 354), très rarement en direction transversale.

L'épiderme, ainsi que ses appendices (*poils normaux* et *poils*

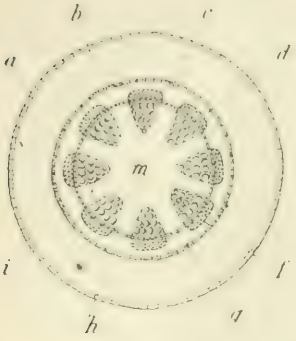


Fig. 353.

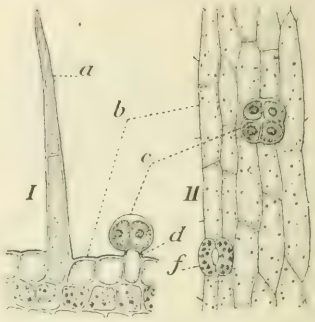


Fig. 354.

Fig. 353. — Coupe transversale schématique de la tige primaire du Ricin, à 8 faisceaux libéroligneux (*fi*). — *a*, épiderme ; *b*, écorce ; *c*, endoderme ; *d*, péricycle ; *f*, faisceau libérien ; *g*, assise génératrice libéroligneuse ; *h*, rayon médullaire ; *i*, faisceau ligneux ; *m*, moelle.

Fig. 354. — Epiderme de Lamier blanc (*Lamium album* : Ortie blanche). — I, en coupe ; II, de face. — *a*, poil articulé ; *b*, épiderme ; *c*, poil sécréteur, à quatre cellules sécrétrices ; *f*, stomates, à ostiole dirigée longitudinalement (gr. : 150).

glandulaires, fig. 354, *a*, *c*, ont été antérieurement étudiés en détail (p. 173).

2° **Ecorce.** — L'écorce de la tige (fig. 352, *b*) est un parenchyme vert, à cellules polyédriques, parfois presque arrondies, qui laissent entre elles de petits méats aérifères.

Les assises externes sont fréquemment transformées en *collenchyme* (Labiées, Ombellifères, fig. 380, *b*) ou en *sclérenchyme* (Palmiers) : ce dernier tissu forme, par exemple, localement des cordons longitudinaux périphériques de fibres de soutien.

On donne le nom d'*exoderme* aux assises sous-épidermiques de la tige, ainsi différenciées.

Dans le Chanvre (fig. 356, *c*), l'écorce renferme un anneau de *fibres textiles*, de nature cellulosique.

Endoderme. — L'assise corticale la plus intérieure ou *endoderme* (fig. 352, *c*) offre assez souvent, comme dans la racine, des *cadres subérifiés* sur les faces radiales et transverses (fig. 305, *b*). Plissés dans les coupes (p. 234), ces cadres appa-

raissent, ici encore, sous forme de taches sombres sur les cloisons sectionnées (fig. 352), bien que leur épaisseur soit la même que celle du reste de la membrane (Haricot, Lupin).

Il n'est pas rare que les cadres soient peu distincts, ou masqués par un *épaississement sclérreux* de la membrane, en

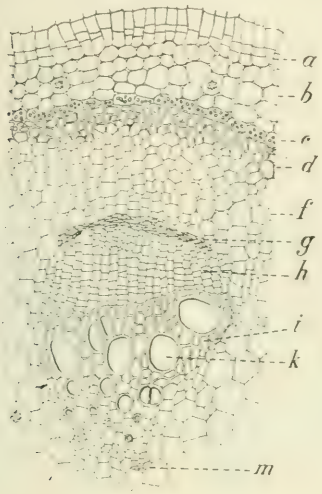


Fig. 355.

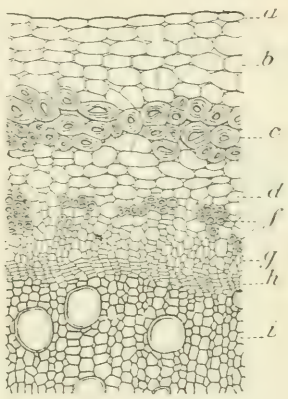


Fig. 356.

Fig. 355. — Coupe transversale de tige de *Boussingaultia baselloides*. — *a*, liège cortical ; *b*, écorce interne ; *c*, endoderme amylifère ; *d*, portion externe sclérreuse du péricycle ; *f*, portion interne parenchymateuse ; *g*, liber, écrasé par *h*, méristème secondaire ; *k*, vaisseaux et *i*, parenchyme du faisceau ligneux ; *m*, petits faisceaux criblés périmédullaires (gr. : 80) (Morot).

Fig. 356. — Coupe transversale de tige de Chanvre. — *a*, épiderme ; *b*, écorce ; *c*, larges fibres corticales ; *d*, endoderme ; *f*, fibres péricycliques étroites ; *g*, liber ; *h*, méristème secondaire ; *i*, bois (Gr. : 150) (Lecomte).

forme de fer à cheval, comme dans diverses Monocotylédones (Chiendent, Salsepareille, Laîche, fig. 220, *a*).

A supposer qu'il ne soit ni épaissi, ni pourvu de cadres plissés, l'endoderme de la tige se distingue presque toujours des assises adjacentes de parenchyme par l'abondance de ses *grains d'amidon composés* (fig. 352 et 355, *c*) : ceux-ci peuvent même disparaître entièrement du parenchyme cortical et subsister dans l'endoderme. Il suffit de plonger dans l'eau iodée des coupes transversales de tige primaire de Haricot, de Ricin, pour voir apparaître à l'œil nu la zone endodermique, sous forme d'une circonférence bleue.

L'écorce renferme parfois des *faisceaux libéroligneux*, des-

tinés aux feuilles (Pois, Gesse, Bégonia) et issus du cylindre central, comme il sera dit plus loin (fig. 387, *I*, *d*).

3° **Cylindre central.** — La stèle de la tige (fig. 353, *dm*) est, comme celle de la racine, le lieu d'élection des éléments conducteurs (vaisseaux et tubes criblés). Elle se décompose en *faisceaux libéroligneux* et en *parenchyme conjonctif*.

a) *Faisceaux libéroligneux.* — Ces faisceaux (fig. 353) comprennent chacun, comme leur nom l'indique, un faisceau

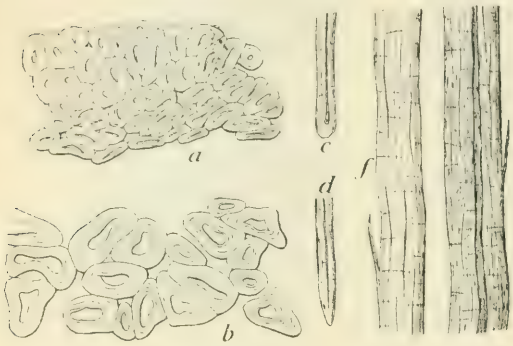


Fig. 357.

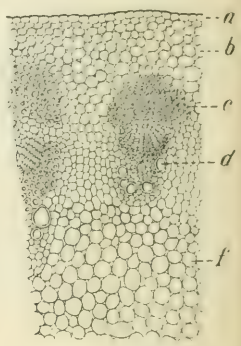


Fig. 358.

Fig. 357. — *a*, section transversale de fibres du Chanvre de Bologne ; *b*, du Chanvre de Russie ; *c*, *d*, pointes de fibres ; *f*, fibre non sectionnée avec débris du parenchyme ambiant ; à droite, on voit le canal central (gr. : 250) (Lecomte).

Fig. 358. — Coupe de tige de Clématite (*Clematis recta*). — *a*, épiderme ; *b*, écorce ; *c*, faisceau fibreux péricyclique, coiffant le liber ; *d*, faisceau ligneux ; *f*, moelle (gr. : 50) (Marié).

ligneux (*i*) et un faisceau libérien (*f*), superposés suivant le rayon, le faisceau libérien en dehors, entre le faisceau ligneux et le péricycle ; dans la racine, au contraire, ces mêmes faisceaux alternent régulièrement.

Les *faisceaux ligneux*, qui constituent le *bois primaire* (fig. 352, *hi*), consistent chacun en un groupe de vaisseaux, entremêlés de parenchyme. Les vaisseaux les plus étroits occupent le bord interne du faisceau et leur sculpture est annelée ou spiralée (fig. 364, *bc*) ; les plus gros (*g*), ordinairement ouverts, avoisinent le faisceau libérien et sont, en majorité, ponctués ou rayés.

Considéré dans son ensemble, le faisceau ligneux repré-

sente un cordon qui va en s'épaississant de dedans en dehors; sa section est plus ou moins nettement triangulaire.

Les *faisceaux libériens*, dont l'ensemble forme le *liber primaire*, sont d'ordinaire étalés tangentiellement; ils se composent d'un groupe de tubes criblés (fig. 352, *f*), entremêlés de parenchyme libérien (*g*).

Entre le faisceau ligneux et le faisceau libérien adjacent subsiste une rangée de cellules aplaties (fig. 364, *i*), qui, au lieu de se différencier en parenchyme ordinaire, conservent intact leur pouvoir de multiplication, qu'elles mettront en jeu (fig. 355 et 356, *h*), en vue de la production du bois et du liber secondaires (p. 344) : c'est là l'*assise génératrice libéro-ligneuse* (fig. 353, *g*).

Le *nombre des faisceaux* varie non seulement d'une plante à une autre, mais encore dans une plante donnée, suivant les régions du corps. Ainsi, dans une plantule issue de la germination d'une graine, l'hypocotyle possède moins de faisceaux que les premiers entrenœuds de l'épicotyle (p. 277), et ceux-ci davantage que les entrenœuds les plus élevés.

Les faisceaux libéroligneux normaux qui viennent d'être définis, à liber extérieur et à bois intérieur, sont parfois qualifiés de *faisceaux collatéraux*, par opposition aux *faisceaux concentriques*, fréquents chez les Monocotylédones (fig. 391), où le faisceau ligneux enveloppe plus ou moins complètement le faisceau libérien.

b) *Conjonctif*. — Le conjonctif du cylindre central se décompose, comme celui de la racine, en *péricycle* (fig. 353, *d*) ou zone périphérique rhizogène, *rayons médullaires* (*h*) et *moelle* (*m*).

Le *péricycle* (fig. 355, *df*) comprend d'ordinaire plusieurs assises de cellules (Œillet, Berbéride), et non une seule, comme il est de règle dans la racine. Les cellules de la première assise alternent avec celles de l'endoderme, ce qui accentue encore la séparation du cylindre central et de l'écorce, déjà suffisamment marquée par les particularités de l'endoderme.

Les *rayons médullaires* (fig. 359, *c*) sont les portions de conjonctif interposées aux faisceaux libéroligneux.

Enfin la *moelle* ou *conjonctif central* (fig. 352, *k*) est formée généralement de cellules polyédriques à méats (Sureau), parfois de cellules étoilées, comme dans le Jonc, etc. D'après le développement de ce parenchyme, il y a lieu de distinguer : d'une part, la *zone périmédullaire* (fig. 362, *d* et 361, *cf*),

composée de cellules plus longues ; d'autre part, la *zone médullaire proprement dite* (fig. 361, *ab*), laquelle se différencie plus tôt que la précédente.

Fréquemment, il se produit dans le conjonctif du cylindre

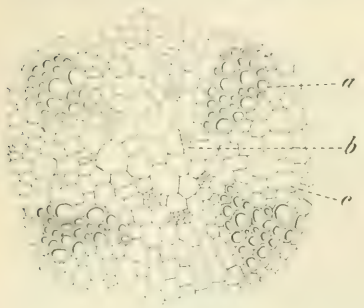


Fig. 359.

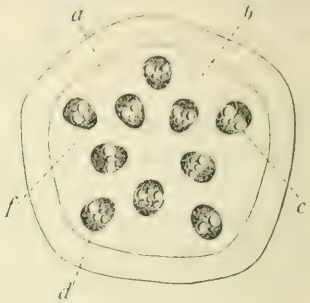


Fig. 360.

Fig. 359. — Portion centrale de tige jeune de Datura (*Datura Stramonium*). — *a*, faisceau ligneux et amorce du faisceau libérien ; *b*, faisceau criblé périmédullaire ; *c*, rayon médullaire (Hérail).

Fig. 360. — Section transversale schématique de tige de Courge. — *a*, écorce ; *b*, cylindre central avec deux groupes alternes de cinq faisceaux ; *c*, faisceau ligneux ; *d*, faisceau libérien ; *f*, faisceau criblé périmédullaire, uni à *c*.

central une *sclérification*, qui contribue au soutien de la tige.

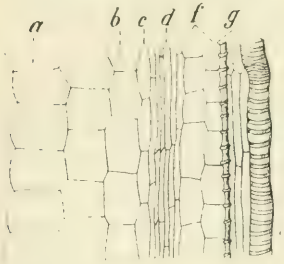


Fig. 361.

Fig. 362.

Fig. 361. — Coupe longitudinale partielle de tige de Nicotiane (*Nicotiana Tabacum*). — *ab*, moelle ; *c*, *f*, zone périmédullaire, renfermant un faisceau criblé *d* ; *g*, premiers vaisseaux du faisceau ligneux (Flot).

Fig. 362. — Coupe transversale d'un faisceau de la tige de *Glaucium luteum*. — *a*, liber ; *b*, bois ; *c*, parenchyme ligneux ; *d*, zone périmédullaire ; *f*, moelle proprement dite (Flot).

Dans le péricycle, par exemple, la sclérose se produit, soit seulement en face et contre les faisceaux libériens (fig. 358, *c*), soit sur le pourtour entier du péricycle, ce qui

donne, sur les sections transversales, un anneau de parenchyme scléreux ou de sclérenchyme. De plus, la sclérose peut intéresser toute l'épaisseur de la zone péricyclique (Graminées) ou seulement une partie de ses assises (Vanille... fig. 335, *d*). Dans le Chanvre, on remarque, dans le péricycle, de nombreux fascicules de fibres cellulosiques (fig. 356, *f*), beaucoup plus étroites que les fibres corticales (fig. 356, *c*).

Faisceaux médullaires. — Dans un assez grand nombre de plantes, la *zone périmédullaire* renferme supplémentairement (fig. 359, *b*), des *faisceaux criblés* (Solanées), formés de tubes criblés, de parenchyme, et parfois de fibres (*Solanum*, fig. 131). La *moelle* peut avoir des *faisceaux libéroligneux*, à liber extérieur et à bois intérieur (certaines Ombellifères et Gentianacées).

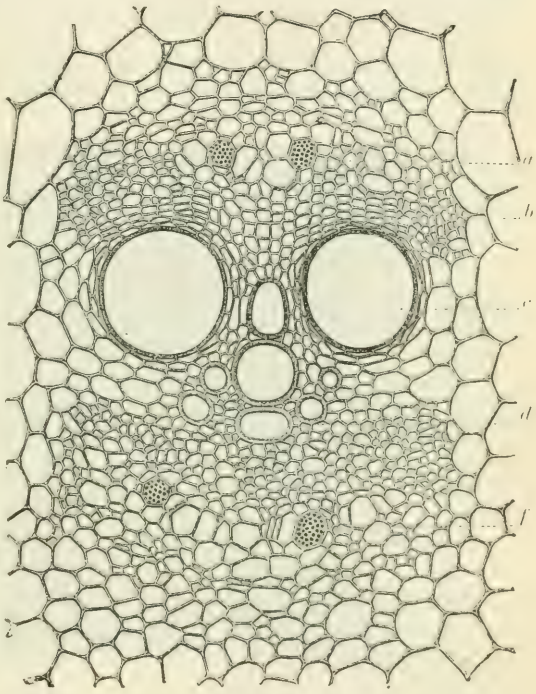


Fig. 363. — Faisceau libéroligneux (*ad*) et faisceau criblé périmédullaire (*df*) de la Courge (*Cucurbita Pepo*). — *ab*, faisceau libérien ; *a*, tubes criblés ; *b*, parenchyme libérien ; *cd*, faisceau ligneux (à 9 vaisseaux) ; *c*, vaisseaux ponctués ; *d*, vaisseaux spirales ; *f*, tubes criblés du faisceau périmédullaire ; plus bas, la moelle (Voy. fig. 360) (gr. : 250).

Dans la Courge, les faisceaux criblés surnuméraires (fig. 360 et 363, *f*), sont situés en face et contre les faisceaux ligneux normaux (*c*), lesquels se trouvent ainsi bordés de tissu criblé aussi bien en dedans qu'en dehors : de là leur nom de *faisceaux bicollatéraux*.

Ces faisceaux anormaux, qui peuvent d'ailleurs exister aussi dans les feuilles, restent cantonnés dans la moelle de la tige, au lieu d'en sortir aux nœuds, comme les faisceaux normaux, pour se prolonger dans les feuilles. Ils manquent parfois à l'hypocotyle (Asclépiadées) ; ailleurs, ils existent dans la tige et manquent à la feuille.

Il est à remarquer que les faisceaux criblés périmédullaires naissent des mêmes cordons de méristème (*cordons procambiaux* ou *procambium*

que les faisceaux libéroligneux normaux et le péricycle (p. 291). Ils procèdent chacun des cloisonnements d'une ou de plusieurs cellules de la zone périmédullaire; mais ils ne se différencient qu'après le liber normal.

Comparaison de la structure primaire de la tige et de la racine. — Deux caractères surtout, tirés l'un de la conformation de l'épiderme, l'autre de la disposition des faisceaux, distinguent nettement la racine de la tige à l'état primaire.

1° *Épiderme.* — En premier lieu, pour ce qui est du sommet, l'épiderme de la racine est stratifié et caduc et forme une

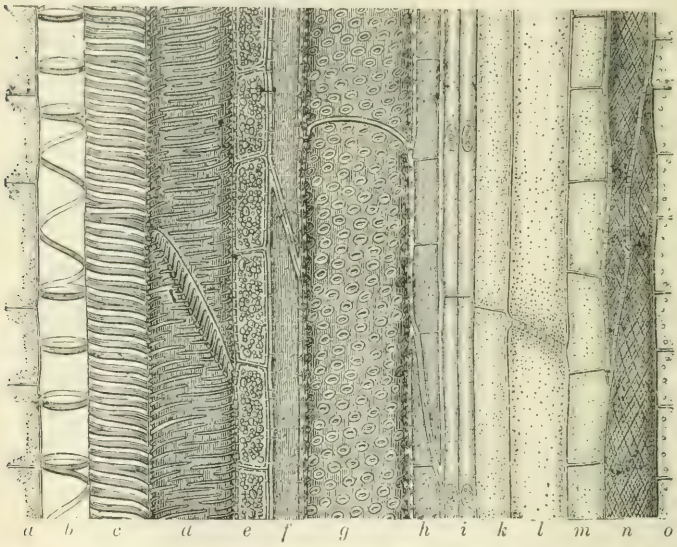


Fig. 364. — Coupe longitudinale radiale d'un faisceau libéroligneux de Dicotylédone ; *bh*, faisceau ligneux ; *km*, faisceau libérien. — *a*, limite de la moelle ; *b*, vaisseau annelé et spiralé ; *c*, vaisseau spiralé ; *d*, vaisseau rayé ; *e*, parenchyme ligneux avec grains d'amidon ; *f*, fibres ligneuses ; *g*, vaisseau ponctué aréolé ; *h*, fibres ligneuses cloisonnées ; *i*, zone génératrice libéroligneuse, ayant donné une assise de méristème ; *k*, méristème libérien, à cellules plus larges ; *l*, tubes criblés ; *m*, parenchyme libérien ; *n*, fibres péricycliques (non coupées) ; *o*, endoderme (Gr. : 250).

coiffe au point végétatif, c'est-à-dire aux *cellules initiales*, qu'il protège ; l'épiderme de la tige, au contraire, reste d'ordinaire simple dans toute son étendue, et le point végétatif, abstraction faite des feuilles du bourgeon qui l'abritent, se trouve entièrement à nu.

Pour ce qui est de la surface des deux membres, on sait que, chez les Monocotylédones (fig. 323), l'épiderme, caduc au-

dessus de la coiffe, manque entièrement à la structure primaire, et que, chez les Dicotylédones (fig. 322), il n'est représenté que par l'assise la plus intérieure de l'épiderme composé, laquelle subsiste tout le long de la racine. La tige, au contraire, est uniformément couverte d'un épiderme simple.

Et tandis que l'épiderme de la tige cutinise ses membranes extérieures, en vue de la protection du membre, celui du corps de la racine des Dicotylédones se différencie au contraire en un tissu absorbant, savoir, l'assise pilifère, à membranes minces et cellulosiques, et il reste toujours dépourvu de stomates. (Voy. une restriction : *Rhizelle*, p. 275.)

2° *Faisceaux.* — En second lieu, les faisceaux ligneux et libériens, régulièrement alternes sur le pourtour du cylindre central de la racine (fig. 302), sont associés en faisceaux libéro-ligneux dans la tige (fig. 353), et l'orientation des vaisseaux y est inverse, les vaisseaux spiralés ou trachées occupant le bord externe ou péricyclique du faisceau ligneux dans la racine, et le bord interne ou médullaire dans la tige.

Passage de la tige à la racine. — Le raccord des tissus de la racine avec les tissus correspondants de la tige s'établit au niveau du *collet*, zone extérieure séparatrice de la racine, à surface brune, et de l'hypocotyle, à surface claire et unie (fig. 440, III).

Toutefois, la zone de transition entre les deux structures offre un développement variable, selon les plantes : très courte dans le Haricot, le Ricin, elle acquiert une notable longueur et s'élève bien au-dessus du collet chez les Crucifères.

Dans ce dernier cas, c'est la structure de la racine qui règne encore dans la portion inférieure de l'hypocotyle, et non celle de la tige, qui n'est constituée alors que dans le voisinage des cotylédons.

Pour savoir comment s'opère le passage de la tige à la racine, il faut comparer les coupes transversales successives, pratiquées dans la zone critique d'une jeune plantule, issue de la germination d'une graine.

Considérons successivement les trois régions anatomiques.

1° **Epiderme.** — *a*) Chez les Monocotylédones, et plus généralement chez toutes les plantes dont la racine exfolie entièrement son épiderme au-dessus de sa coiffe actuelle (plantes *liorhizes*, fig. 323), le collet est nettement marqué par la dépression circulaire, qui fait suite au cercle des cellules les plus inférieures de l'épiderme de la tige. Cette dépression

n'existerait pas si l'assise épidermique la plus extérieure de la racine, et par suite aussi toutes les suivantes, au lieu de s'exfolier successivement, étaient restées en place pour entourer entièrement le membre d'un manchon épidermique de plus en plus épais (fig. 366, *d*) ; car cette assise

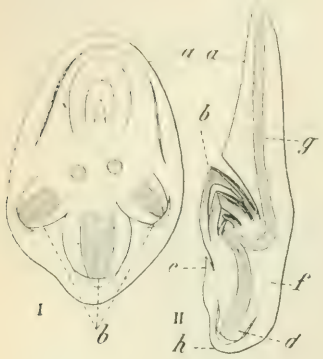


Fig. 365.

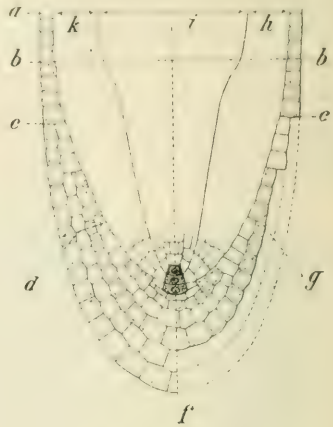


Fig. 366.

Fig. 365. — II, coupe longitudinale d'un embryon de *Zizania aquatica*. — *a*, cotylédon ; *b*, gemmule ; *c*, épiblaste (sorte de second cotylédon) ; *d*, radicule endogène ; *h*, base de la tigelle ; *f*, tigelle, avec cordon procambial ; *g*, cordon procambial (ébauche de la méristèle) du cotylédon. — I, coupe transversale au niveau de la gemmule ; *a*, cotylédon, entourant la gemmule ; *b*, ébauche de trois racines latérales ; au centre, les deux cordons procambiaux (méristème des faisceaux) (Bruns).

Fig. 366. — A gauche, racine intacte ; à droite, le pointillé indique les portions d'assises épid. qui s'exfolient ; *bb*, plan théorique séparateur de la tige (*ab*) et de la racine (*bd*) ; *bc*, zone à épiderme simple, qui ne s'exfolie pas (chaque calotte complète d'épiderme est figurée alternativement en blanc et en pointillé) ; *c* (à droite), premier gradin, origine apparente de la racine (collet) ; *d*, épiderme supposé non exfolié ; *g*, assises actuellement exfoliées ; *f*, les trois initiales de l'épiderme (*db*), de l'écorce (*kh*) et du cylindre central (*i*).

extérieure d'épiderme radiculaire se raccorderait précisément au cercle inférieur des cellules épidermiques de la tige, qu'elle prolongerait directement, sans démarcation.

La limite séparatrice des deux membres est plus nette encore dans les plantes où la radicule de l'embryon est endogène, c'est-à-dire naît à l'intérieur (et non dans le prolongement) de la portion basilaire de la tigelle (Graminées, fig. 365, *d*), puisqu'on peut alors la préciser, avant que la radicule ait traversé le manchon tigellaire (*h*) pour se faire jour au dehors, avant, par conséquent, toute exfoliation d'épiderme.

b) Chez les Dicotylédones, et plus exactement chez les plantes *climacorhizes* (p. 247), où l'assise la plus interne de l'épiderme composé subsiste tout le long du corps de la racine, sous forme d'assise pilifère (fig. 322, *c*), l'exfoliation partielle des diverses calottes de coiffe se traduit, comme l'on sait, par la formation de gradins superficiels : or, le premier de ces gradins (fig. 366, *c*) ne représente pas strictement ici, comme dans le cas

précédent, le collet de la plante, puisque, au-dessus de lui, un ou plusieurs cercles de cellules (*bc*) de la première calotte épidermique de la racine ont subsisté intacts, et là, se raccordent directement avec les cellules du cercle

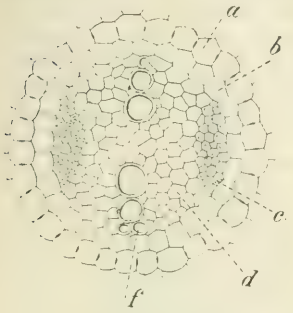


Fig. 367.

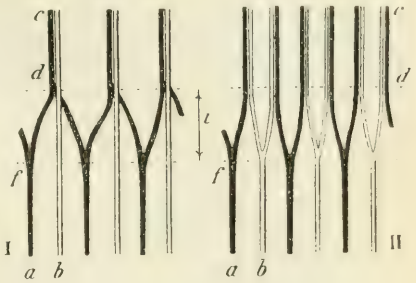


Fig. 368.

Fig. 367. — Cylindre central d'une racine. — *a*, endoderme ; *b*, péricycle ; *c*, faisceau libérien ; *d*, parenchyme ; *f*, faisceau ligneux.

Fig. 368. — Passage des faisceau isolés (*a*, *b*) de la racine aux faisceaux libéroligneux (*cd*) de la tige ; *a*, faisceaux ligneux ; *b*, faisceaux libériens ; *i*, zone de passage ; *f*, niveau où commence le dédoublement des faisceaux.

inférieur de l'épiderme (*ab*) de la tige, sans qu'il soit possible de les en distinguer.

Donc, en prenant comme niveau du collet le plan transversal (*cc'*), passant par le premier gradin, on commet l'erreur de l'épaisseur indéter-

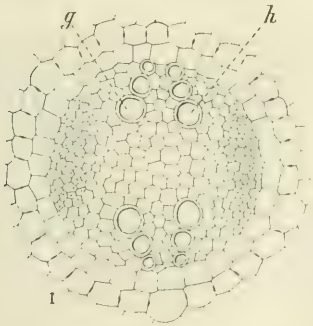


Fig. 369.

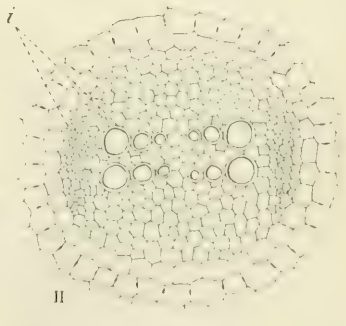


Fig. 370.

Fig. 369 et 370. — I, dédoublement des deux faisceaux ligneux de la racine en deux autres (*h*, *g*) au niveau du collet. — II, retournement des moitiés, puis union deux à deux, contre le liber ; *i*, les deux faisceaux libéroligneux, caractérisant la tige (fig. schém.).

minée (*bc*), erreur en plus pour la tige, puisque cette portion ne lui appartient pas, erreur en moins pour la racine, puisqu'on la lui retranche.

Pendant la germination des graines, cette base de la racine à épiderme simple et intact, nommée *rhizelle* (fig. 366, *bc*), semblable sous ce rapport à la *tigelle* (*ab*), qui la prolonge, n'acquiert souvent qu'un développement

négligeable, notamment dans le cas de la germination *hypogée* (Pois...), où ni la tigelle, ni la rhizelle, en un mot l'hypocotyle, ne s'allongent sensiblement. Parfois, cependant, elle s'accroît de bas en haut, en même temps que la tigelle, contribuant de la sorte à soulever les cotylédons au-dessus du sol (germination *épigée*, voy. *Graine*) ; même, la rhizelle peut être à peu près seule à s'allonger, tout en gardant son épiderme simple, et même stomatifère (Renonculacées, Crucifères, Ombellifères).

On voit que lorsque la rhizelle acquiert un certain développement et croît de bas en haut, en vertu de son géotropisme négatif (voy. *Croissance*),

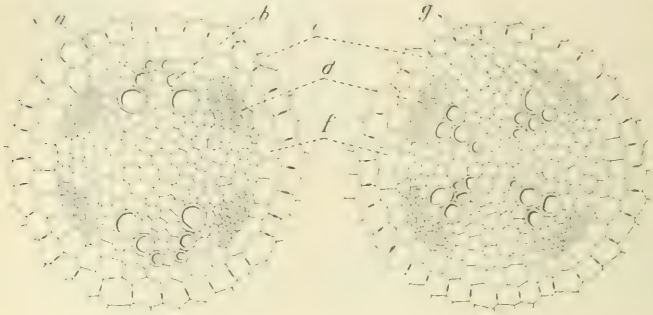


Fig. 371. Fig. 372.

Fig. 371. — Dédoublement des faisceaux ligneux de la racine en deux autres (*a*, *b*), ainsi que des faisceaux libériens (*d*) ; *c*, endoderme.

Fig. 372. — Retournement de chaque moitié ligneuse contre une moitié de faisceau libérien, ce qui donne quatre faisceaux libéroligneux pour la tige (figure schématique).

contrairement au reste de la racine, qui s'allonge de haut en bas, étant douée de géotropisme positif, ce n'est pas au collet (fig. 366, *cc*), c'est-à-dire au niveau où l'épiderme de la racine commence à s'exfolier, qu'il faut demander la limite séparatrice de la racine et de la tige, mais bien à la structure interne, spécialement à la disposition des faisceaux.

2° **Ecorce.** — L'écorce de la racine se raccorde directement avec celle de la tige : les deux endodermes, en particulier, se trouvent dans le prolongement l'un de l'autre. Seulement, l'écorce de la racine est d'ordinaire plus large que celle de la tige, proportionnellement au cylindre central, en sorte que l'endoderme radiculaire s'incurve en dehors au niveau du collet, pour rejoindre celui de la tige.

3° **Cylindre central.** — Le conjonctif du cylindre central, notamment le péricycle, se continue directement aussi avec celui de la tige, en se dilatant simplement de bas en haut, par multiplication de ses éléments.

Quant aux faisceaux ligneux et libériens, leur disposition, différente dans les deux membres, exige, pour le raccord des éléments correspondants, un changement d'orientation au niveau du collet.

Passage des faisceaux. — Le *passage des faisceaux* s'opère de manières très variables, selon les plantes.

Schématiquement, deux cas principaux sont à considérer.

1° Les faisceaux libériens de la racine (fig. 367, *c*) peuvent, par exemple, continuer directement leur marche dans la tige hypocotylée (fig. 368, I, *b* et 369), et seuls les faisceaux ligneux éprouvent une modification.

Ceux-ci se dédoublent chacun radialement en deux lames vasculaires (fig. 369, *g*, *h*), qui s'éloignent l'une de l'autre à leur bord intérieur, par suite d'interposition de parenchyme, et multiplient leurs vaisseaux, à mesure qu'elles s'élèvent dans la région du collet; ces deux demi-faisceaux tournent ensuite progressivement sur eux-mêmes de 180 degrés. Les moitiés en regard de deux faisceaux ligneux voisins s'unissent alors l'une à l'autre, tout en se retournant, et constituent un nouveau faisceau ligneux, qui vient se placer en dedans et contre un faisceau libérien

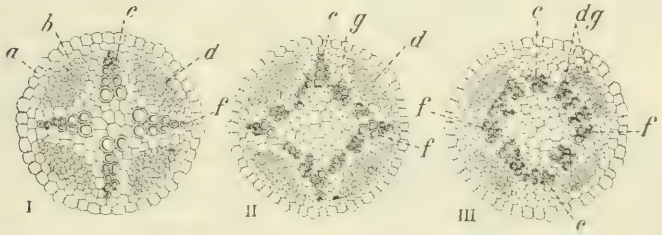


Fig. 373 à 375. — Passage de la racine à la tige dans *Mirabilis jalapa*. — I, cylindre central de la racine ; *a*, endoderme ; *b*, péricycle ; *c*, *f*, faisceaux ligneux ; *d*, faisceaux libériens. — II, niveau plus élevé ; subdivision des quatre faisceaux ligneux en Y. — III, raccordement des moitiés, deux par deux, en face des quatre faisceaux libériens, ce qui donne quatre faisceaux libéroligneux (*dg*), qui vont aux cotylédons. Seuls, les fascicules ligneux *c*, *f* (trachées) continuent leur marche et se perdent dans la tigelle (Gérard).

caulinaire (fig. 370, *i* et 368, *cd*), ce qui donne un faisceau libéroligneux ; les vaisseaux étroits du faisceau ligneux en occupent le bord interne, et non plus le bord péricyclique comme dans la racine.

On voit que, dans ce mode, le nombre des faisceaux libéroligneux de la tige reste le même que celui des faisceaux ligneux ou libériens de la racine (fig. 373).

2° Le plus ordinairement, le dédoublement s'effectue non seulement sur les faisceaux ligneux, mais encore sur les faisceaux libériens (fig. 368, II, et 371), ce qui rend très confuse la structure du collet.

Dans ce cas, chaque moitié ligneuse (fig. 371, *a*,*b*), une fois retournée de 180 degrés, s'associe à une moitié (*d*) d'un faisceau libérien voisin, qui se déplace simplement sur le côté pour aller à sa rencontre (fig. 372, *g*), et la tige renferme de ce fait deux fois autant de faisceaux libéroligneux (fig. 368, II, *cd*) que la racine contient de faisceaux ligneux ou libériens (Haricot).

Les faisceaux libéroligneux, une fois constitués dans l'hypocotyle, pénètrent dans les cotylédons, parfois en partie seulement (fig. 373, III), puis se reconstituent dans la tige épicotylée.

Faisceaux surnuméraires. — Il n'est pas rare que, pendant que s'effectue le passage, des cordons de méristème (*cordons procambiaux*) se constituent dans la tigelle (fig. 376, *g*) et se différencient en faisceaux libéroligneux surnuméraires dans l'épicotyle, dès au-dessus des cotylédons, sans d'ailleurs pénétrer dans ces derniers organes, comme il est de

règle pour les autres faisceaux. D'une manière générale (p. 269), *l'hypocotyle offre moins de faisceaux libéroligneux que l'épicotyle.*

Les figures 373 à 379 donnent une idée de la complexité du passage des deux structures, passage schématisé dans les figures précédentes.

Le changement d'orientation des faisceaux est parfois brusque, et alors la structure de la racine et celle de la tige offrent très vite leurs caractères propres de part et d'autre du collet extérieur (Ricin). Ailleurs, le passage n'est effectué qu'au voisinage des cotylédons (Crucifères), et le collet externe ne correspond plus au collet anatomique ; dans ce cas, la zone séparatrice des deux collets, dont l'apparence extérieure est celle de la tige, correspond à la base à épiderme simple de la racine, c'est-à-dire à la rhizelle, notablement accrue.

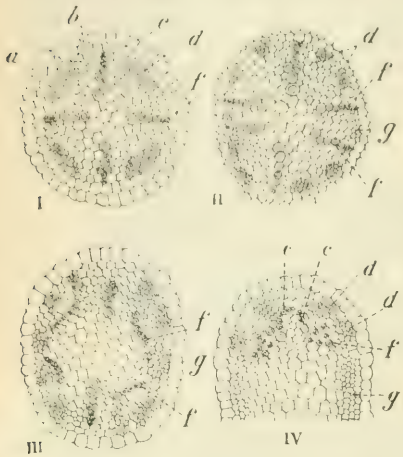


Fig. 376 à 379. — Passage de la racine à la tige dans la Guimauve (*Althaea rosea*). — I, stèle de la racine ; *a*, endoderme ; *b*, péricycle ; *c*, faisceaux ligneux, qui donneront les nervures médianes des cotylédons ; *d*, faisceau libérien. — II, à deux centim. des cotylédons ; *d* et *f* sont dédoublés ; *g*, ébauche d'un cordon procambial, qui ira directement à l'épicotyle. — III, à 5 mill. des cotyl. ; rotation des faisceaux *f*, allant rejoindre *d* ; *g*, cordon procambial plus développé. — IV, à 3 mill. des cotyl. ; les faisceaux *c* se dédoublent et se retournent pour rejoindre *d* ; *g*, cordon procamb. maintenant très développé, qui donne un faisceau épicotylé. Il y a 8 faisceaux libérolig. (Gérard.)

Symétrie de la tige ; course des faisceaux. — Comme la racine, la tige est symétrique par rapport à son axe (fig. 353 et 382).

Cette symétrie axile est particulièrement nette, on va le voir, dans les entrenœuds de certaines plantes à feuilles opposées (fig. 385) (Lilas, Troène) ; au contraire, dans les plantes à feuilles isolées, elle est plus ou moins troublée (fig. 383) par le départ local des faisceaux qui se rendent aux feuilles, dont ils contribuent à former les nervures.

Les faisceaux du cylindre central de la tige, dits encore *faisceaux caulinaires*, cheminent tantôt parallèlement à l'axe (Œillet, Mouron (*Anagallis arvensis*), et autres plantes à feuilles opposées, fig. 385, 386), tantôt obliquement, de manière à tracer une sorte d'hélice lâche à la périphérie du cylindre central (fig. 383). Au niveau des nœuds, ils se relient par des branches anastomotiques, et, s'il y a des faisceaux médullaires, ceux-ci participent à ces anastomoses.

Si l'on suit de bas en haut l'un quelconque de ces faisceaux caulinaires (fig. 383, *ab*), on voit qu'à un certain nœud (*b*), il s'incurve en dehors pour se rendre, plus ou moins directement comme il va être dit, dans une feuille (*f*) et devenir, à partir de l'incurvation, *faisceau foliaire*; mais, au niveau même de l'inflexion, le vide, que laisserait, dans l'entrenœud suivant, ce faisceau foliaire sortant, se trouve comblé, en quelque sorte réparé, par la production d'un nouveau faisceau caulinaire (*bc*), qui est comme une branche du précédent, mais disposée dans son prolongement même.

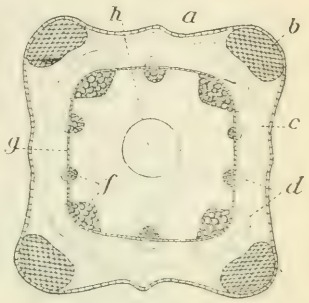


Fig. 380. — Coupe transversale schématique d'une tige de Lamier (*Lamium album*, Ortie blanche). — *a*, épiderme ; *b*, faisceau de collenchyme aux angles ; *c*, écorce verte ; *d*, faisceaux libériens ; *f*, faisceaux ligneux ; *g*, assise génératrice ; *h*, lacune centrale. (Les deux petits faisceaux de droite et de gauche sont des faisceaux foliaires inégaux destinés aux feuilles du nœud *n*, immédiatement supérieur ; les petits faisceaux antérieur et postérieur donneront les faisceaux foliaires du nœud $n + 1$; les quatre gros faisceaux des angles sont caulinaires). *A cause de l'inégalité des faisceaux foliaires, la tige n'est plus symétrique par rapport à l'axe.*

Ce nouveau faisceau stélique cheminera à son tour pendant quelque temps dans le cylindre central, puis en sortira au niveau d'un nœud (*c*) plus élevé, pour constituer pareillement un nouveau faisceau foliaire (*b*), et ainsi de suite.

On voit donc que les faisceaux caulinaires (*abc*...), dits encore *faisceaux réparateurs*, qui s'étendent tout le long de la tige, loin d'être homogènes, résultent de la superposition, bout à bout, des bases des faisceaux caulinaires élémentaires, les portions terminales de ces mêmes faisceaux constituant, à partir des nœuds, les faisceaux foliaires : en d'autres termes, les faisceaux caulinaires représentent des *sympodes*.

Le faisceau élémentaire et homogène (fig. 381, *abf*) est celui qui, parti d'un nœud (*f*) et resté dans le cylindre central jusqu'à un nœud plus élevé (*b*), s'en échappe ensuite pour se terminer dans une feuille (*3*) : il comprend, on vient de le dire, une portion caulinaire (*bf*) et une portion foliaire (*ba*).

Course des faisceaux foliaires. — A partir du nœud où se constitue le faisceau foliaire, ce dernier suit, pour se rendre à la feuille à laquelle il est destiné, un parcours variable, selon les plantes.

1° Tantôt le faisceau foliaire *va directement du nœud à la feuille qui y*

est insérée (fig. 386, *b*), en traversant l'écorce; son parcours est alors minimum (Mouron). Dans ce cas, par exception, la tige reste symétrique par rapport à l'axe dans toute son étendue.

2° Tantôt le faisceau foliaire *séjourne dans le cylindre central*, le long d'un ou plusieurs entrenœuds (fig. 381, *fc* et 382, *b*), latéralement au faisceau caulinaire (fig. 381, *d* et 382), qui l'a remplacé et qui en provient, et ce n'est que plus haut qu'il se rend dans la feuille (7). (Voir aussi les fig. 380, 384, 385).

3° Tantôt encore le faisceau foliaire *chemine*, non seulement *dans le cylindre central*, mais encore, plus haut, sur une étendue d'un ou plusieurs entrenœuds, *dans l'écorce de la tige* (fig. 387, *d*); après quoi, seulement,

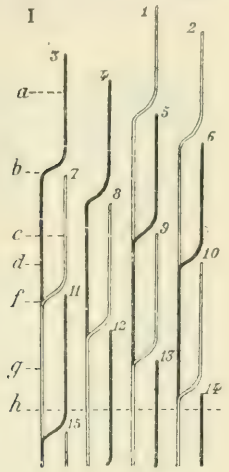


Fig. 381.

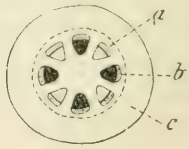


Fig. 382.

Fig. 381 et 382. — Course des faisceaux dans la tige du Samole (*Samolus littoralis*). — I, cylindre central développé. — II, coupe transversale de la tige au niveau de *h*. — I: 1, 2, 3, feuilles successives; *ab*, faisceau foliaire, prolongement de *bf*, faisceau caulinaire, sortant, en 3, dans la feuille; *b*, nœud; *gd*, sympode; *h*, niveau de la section transversale II (Kamienski). — II, *a*, faisceaux caulinaires; *b*, faisceaux foliaires; *c*, écorce.

il gagne la feuille dont il dépend. C'est le cas pour la Vesce, la Gesse, le Pois, qui offrent deux faisceaux libéroligneux corticaux.

Dans ces deux derniers cas, lorsque les feuilles sont isolées, le parcours stélique des faisceaux foliaires, contre le péricycle, ou à la fois leur parcours stélique et cortical, amène nécessairement un trouble dans la symétrie générale du membre.

4° Il arrive enfin, dans un petit nombre de plantes dicotylédones, que les faisceaux foliaires ne se bornent pas à cheminer longitudinalement à la périphérie du cylindre central. Ils s'incurvent d'abord vers la moelle et y séjournent le long d'un ou plusieurs entrenœuds; puis seulement, se dirigeant vers l'extérieur, ils longent le péricycle et gagnent les feuilles.

Les Pipéracées (Poivrier), qui sont dans ce cas, offrent, sur la section transversale, en dedans du cercle normal de faisceaux caulinaires, un cercle concentrique de faisceaux, correspondant aux portions intramédullaires des faisceaux foliaires. Les Monocotylédones (fig. 394, 395) fournissent de nombreux exemples de ce genre de course des faisceaux.

Nombre des faisceaux. — La feuille emprunte à la tige

un nombre variable de faisceaux, selon l'espèce ; leur section transversale dans la tige constitue la *trace* de la feuille. Ce

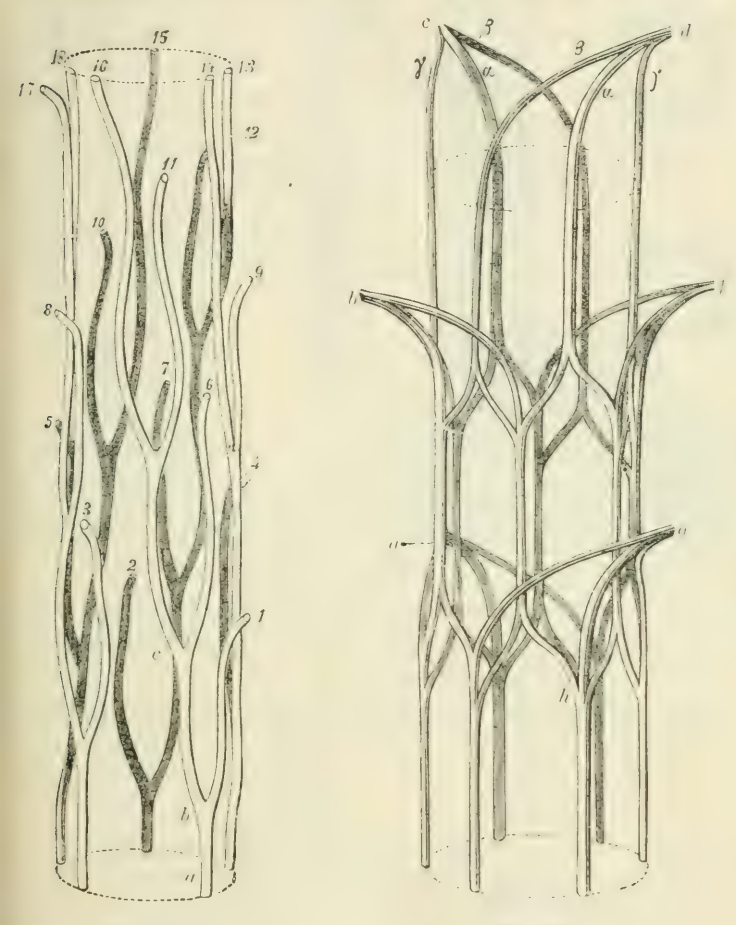


Fig. 383. Fig. 384.

Fig. 383. — Course des faisceaux dans la tige d'Ibéride (*Iberis amara*), plante à feuilles alternes. — 1, 2, 3, niveau des feuilles successives ; *ab 1*, *bc 6*, deux faisceaux complets ; *ab*, *bc*, leurs bases caulinaires, formant un sympode ; *b 1*, *c 6*, faisceaux foliaires. Il y a cinq faisceaux caulinaires sympodiques, ondulés et enroulés en hélice autour du cylindre central.

Fig. 384. — Tige de Clématite (*Clematis integrifolia*). — *a*, *g* ; *b*, *f* ; *c*, *d*, niveau des paires successives de feuilles opposées. Il y a six faisceaux caulinaires ; l'unique faisceau foliaire (*g*, *a*) a 3 racines ; *h*, trifurcation des faisceaux caulinaires aux nœuds, et leur reconstitution chacun par deux racines.

nombre se réduit parfois à un (*trace unifasciculée* : Sapin, Thuyer, Œillet, fig. 381 et 385, *d*) ou à deux (*trace bifasci-*

culée : diverses Labiées, fig. 380) ; dans les Ombellifères, et

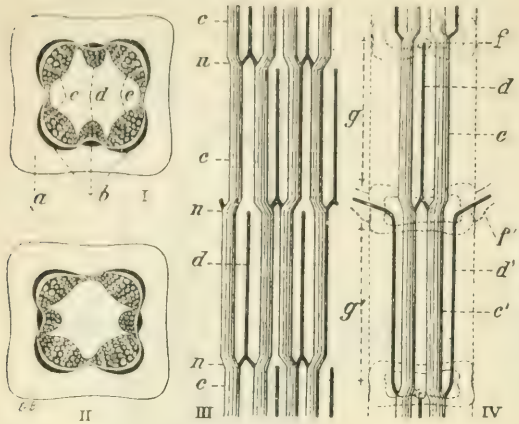


Fig. 385.

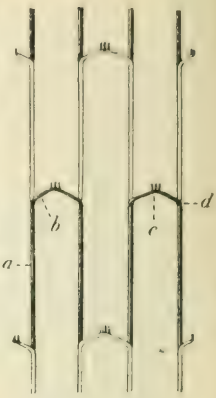


Fig. 386.

Fig. 385. — I, section transversale d'un entrenœud de la tige de *Cyanostegia lanceolata* (feuilles opposées). — II, section de l'entrenœud suivant. *cc*, faisceaux caulinaires ; *d*, faisceaux foliaires (croisés avec ceux de II) ; *b*, arcs de sclérenchyme péricyclique ; *a*, écorce (Briquet). — III, développement des faisceaux ; *n*, *n*, nœuds ; *c*, faisceaux caulinaires ; *d*, faisceaux foliaires à deux racines. — IV, vue des faisceaux antérieurs en place, par transparence ; *g*, *g'*, entrenœuds correspondant à I et II ; *f*, *f'*, feuilles ; *d*, faisceau foliaire antérieur ; *d'*, faisceau foliaire droit.

Fig. 386. — Course des faisceaux dans la tige du Mouron (*Anagallis arvensis*), plante à feuilles opposées. — *a*, entrenœud avec 4 faisceaux ; *b*, faisceaux foliaires unis deux à deux et donnant : *c*, trois faisceaux foliaires définitifs, entrant dans la feuille ; *d*, nœud.

surtout dans les grandes feuilles de Palmiers et autres Monoco-

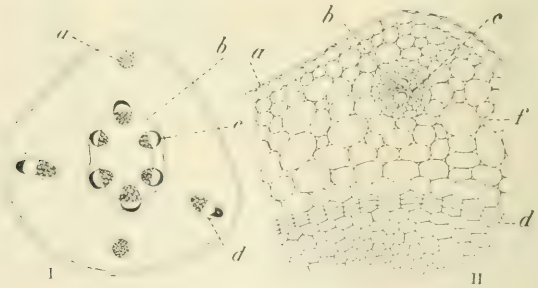


Fig. 387. — I, coupe transversale de tige de Pois (*Pisum sativum*). — *a*, faisceaux fibreux corticaux ; *b*, endoderme ; *c*, faisceaux libéroligneux (liber coiffé par une bande sclérifiée) ; *d*, faisceaux corticaux foliaires, avec endoderme propre. — II, partie périphérique de tige de Mélastome (*Melastoma roseu*). — *a*, épiderme ; *b*, endoderme du faisceau cortical *c* ; *f*, écorce ; *d*, assise génératrice péridermique, née dans le péricycle (Hérail).

tylédones, il peut devenir considérable : les faisceaux d'une

même feuille se rattachent alors aux faisceaux caulinaires, tantôt d'un même nœud, tantôt d'une série de nœuds de la tige.

Dans le Pois, par exemple, où chaque feuille reçoit trois faisceaux (fig. 442), le médian sort du nœud même auquel s'attache la feuille, tandis que les deux latéraux montent dans l'écorce (fig. 387, *d*), à partir du nœud immédiatement inférieur.

Ajoutons que le faisceau foliaire peut être simple dès l'origine (fig. 381, 383), ou résulter de la fusion de deux (fig. 385, III, *d*), ou d'un plus grand nombre de *racines* (fig. 384, *hg*).

Tige des Monocotylédones. — Ce qui précède est relatif surtout aux Dicotylédones, où les faisceaux libéroligneux de

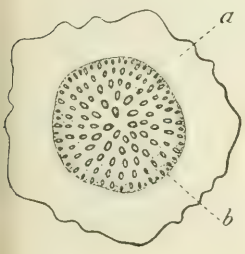


Fig. 388.

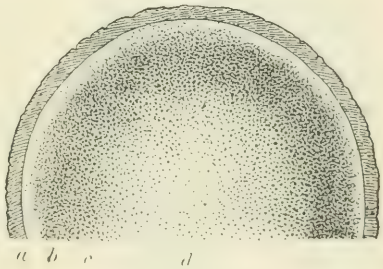


Fig. 389.

Fig. 388. — Coupe transversale schématique de la tige du Fragon (*Ruscus aculeatus*). — *a*, écorce ; *b*, cylindre central avec nombreux faisceaux et parenchyme sclérifié (gr. : 6). (Voir le détail, fig. 390).

Fig. 389. — Coupe transversale d'un tronc de *Copernicia cerifera* (Palmier), réduit au tiers. — *a*, écorce, avec nombreux faisceaux très grêles, non représentés ; entre *a* et *b*, région périphérique plus claire du bois ; *bc*, zone à faisceaux serrés ; *d*, zone médullaire à faisceaux moins nombreux, noyés dans un parenchyme sclérifié.

la tige se trouvent le plus ordinairement disposés dans le cylindre central en un seul cercle. Parmi les exceptions à cette structure normale, on peut citer diverses Cucurbitacées (Courge, fig. 360), qui offrent deux cercles concentriques et alternes de cinq faisceaux.

Chez les Monocotylédones (Lis, Asperge, Iris), la pluralité des cercles de faisceaux devient la règle (fig. 388 à 390), et le cercle unique l'exception, réalisée par exemple chez les Dioscoréacées.

Les faisceaux des Monocotylédones sont d'ordinaire *concentriques*, c'est-à-dire que le bois (fig. 391, *aa*) entoure entièrement le liber (*b*) ; tout au moins forme-t-il un V, dont les branches embrassent le faisceau libérien (fig. 391, III et 266).

Le grand nombre de faisceaux propres que présente la section transversale de la tige se complique encore ici du nombre parfois considérable de faisceaux qu'entraînent les feuilles et les rameaux; car leur trace se trouve aussi dans la section (fig. 394, *d*).

Fig. 390. — Coupe transversale de la tige du Fragon (*Ruscus aculeatus*). — *a*, épiderme; *b*, écorce; *c*, endoderme (non différencié); *d*, parenchyme sclérenx du cylindre central; *f*, *g*, faisceau libéroligneux: *f*, liber; *g*, bois avec, en bas, un groupe de vaisseaux étroits; *h*, gaîne de cellules scléreuses, plus petites que les avoisinantes (gr. : 100).

Une pareille multiplicité de faisceaux, qui se comptent alors par centaines et par milliers, et envahissent toute la moelle de la tige, caractérise plus spécialement les Palmiers.

Si l'on suit, dans des coupes transversales et longitudinales successives, la marche des faisceaux d'une feuille de Palmier ou d'Acore (fig. 394), on constate que seuls les plus extérieurs (*c*) ou faisceaux marginaux descendent directement à la périphérie du cylindre central pour se raccorder ensuite aux faisceaux caulinaires; les autres (*d*) s'enfoncent jusque dans la moelle, s'y incurvent à proximité de l'axe, en descendant obliquement, puis reviennent au dehors vers les faisceaux propres (*c*) de la tige pour s'y unir. Seulement, cette pénétration dans la moelle se fait à une profondeur d'autant plus grande que les faisceaux foliaires considérés sont plus éloignés du faisceau marginal.

Il existe en outre parfois des faisceaux corticaux sympodiques (fig. 394, *b*).

Il résulte de cette disposition que la plus grande densité des faisceaux correspond à la périphérie du cylindre central (fig. 389, *b*), où en effet tous s'unissent entre eux; elle

diminue ensuite à mesure qu'on s'approche de l'axe de la tige ou de l'écorce.

Tous ces faisceaux libéroligneux (fig. 390, *fg*) sont accompagnés de gaines de sclérenchyme (Agave), ou noyés dans

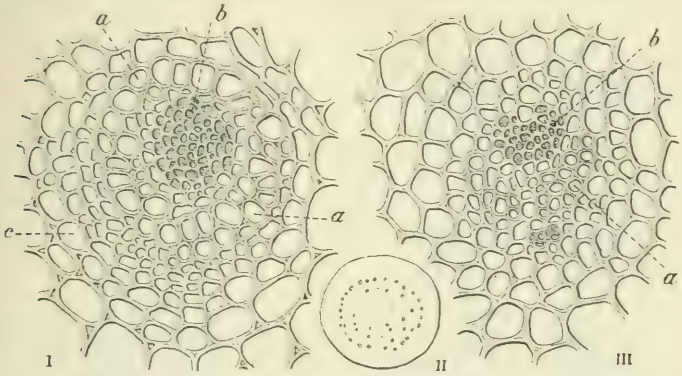


Fig. 391 à 393. — I, section transversale d'un faisceau concentrique de la tige du Muguet (*Convallaria maialis*) ; *a*, *a*, couronne ligneuse ; *b*, faisceau libérien ; *c*, parenchyme. — II, section transversale du rhizome du Polygonate (*Polygonatum vulgare*) avec ses nombreux faisceaux. — III, coupe de l'un des faisceaux de la figure précédente ; *a*, faisceau ligneux, incomplètement enveloppant ; *b*, faisceau libérien (Guillaud).

un parenchyme fortement lignifié (fig. 390, *d*), qui, dans bien des espèces, donne à la tige, malgré sa structure toujours primaire, une dureté et une résistance qui ne le cèdent en rien aux bois secondaires compacts des Dicotylédones.

De la polystélie. — Jusqu'ici il n'a été question que de tiges normales, pourvues d'un seul cylindre central, en un mot de *tiges monostéliques*.

Il peut arriver que la stèle, unique à la base de la tige jeune, se ramifie dichotomiquement, à diverses reprises, au fur et à mesure que le membre s'allonge, de manière à donner en définitive tout un groupe de stèles, disséminées au sein du parenchyme cortical : la tige est alors dite *polystélique* (fig. 396, III, *b*). Ces stèles donnent naissance aux faisceaux libéroligneux foliaires, qui peuvent séjourner dans la tige (fig. 396, II, *c*) et se distinguent des stèles par leur symétrie bilatérale, et non axile.

La polystélie, très fréquente chez les Cryptogames vasculaires (Fougères...), n'a été observée jusqu'ici chez les Phanérogames que dans la tige des Auricules et des Gunnères.

Les Auricules, autrefois confondues avec les Primevères, se distinguent nettement par là de ces dernières, qui sont toutes monostéliques, et elles peuvent par suite en être séparées pour constituer un genre spécial ; d'ailleurs, des différences purement morphologiques, relatives aux feuilles, etc., s'ajoutent à cette notable différence de structure.

Schizostélie. — Les faisceaux libéroligneux de la tige, au lieu d'être, comme à l'ordinaire, unis en stèle sous un endoderme commun, se trouvent parfois isolés dans le parenchyme, mais en restant alors pourvus chacun d'un endoderme et par suite d'un péricycle propres (fig. 397).

Un pareil morcellement donne lieu à une tige *schizostélique*, c'est-à-dire à cylindre central fractionné. La schizostélie caractérise notamment

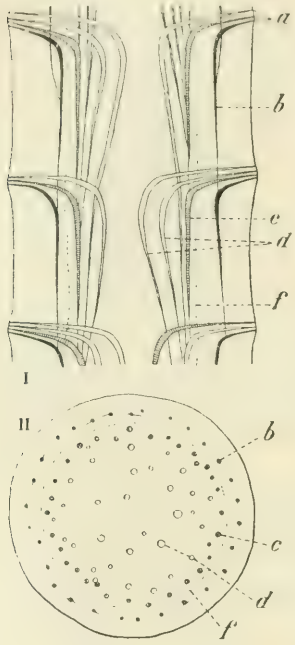


Fig. 394.

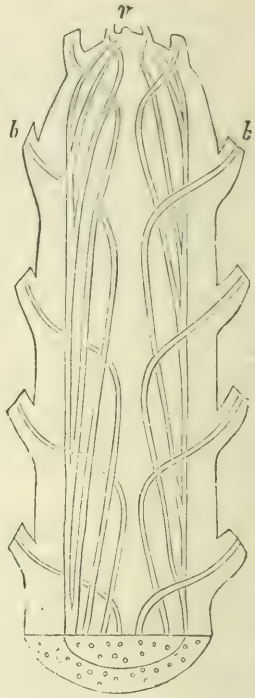


Fig. 395.

Fig. 394. — Course des faisceaux dans le rhizome d'Acore (*Acorus Calamus*). — I, coupe longitudinale. — II, coupe transversale. *a*, niveau d'une feuille ; *b*, faisceaux corticaux sympodiques ; *c*, *d*, faisceaux du cylindre central ; les faisceaux *d*, en sortant des feuilles, vont rejoindre à des niveaux divers le sympode formé par les faisceaux *c*, après s'être incurvés vers le centre ; *f*, endoderme (Guillaud).

Fig. 395. — Course des faisceaux dans l'Aspidistre (*Aspidistra elatior*, Liliacée) ; *v*, sommet ; *b*, feuilles. On n'a figuré qu'un seul faisceau par feuille.

certaines Renoncules (R. aquatique...), les autres espèces du genre étant monostéliques ; elle y existe d'ailleurs à divers degrés (fig. 398). Il en est de même de certaines Prêles (Cryptogames vasculaires).

Dans le genre Prêle (voy. *Crypt. vasculaires*), indépendamment des espèces monostéliques, et des espèces schizostéliques à faisceaux bien distincts (P. des bourbiers), on en remarque d'autres, où les portions externes et internes des endodermes propres à chaque faisceau s'unissent

respectivement entre elles, de manière à constituer un endoderme général double, les portions latérales de ces mêmes endodermes ayant disparu : cette troisième structure (P. d'hiver) se rattache à la tige schizostélique.

Dans l'Ophioglosse commun, autre Cryptogame vasculaire, la zone

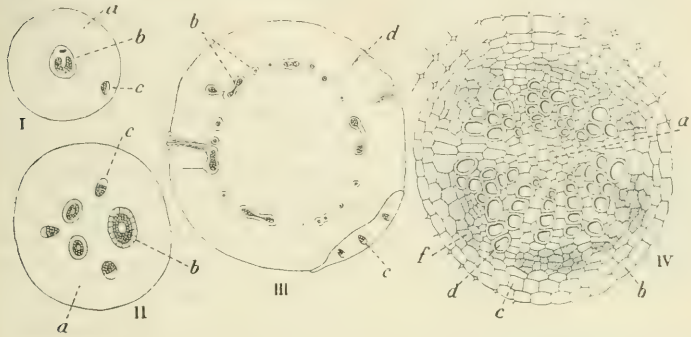


Fig. 396. — Polystélie de la tige des Auricules. — I, tige jeune et encore monostélique d'*Auricula reptans* ; *a*, écorce ; *b*, stèle unique, avec un faisceau foliaire prêt à en sortir ; *c*, faisceau libéroligneux cortical foliaire. — IV, section transversale de l'une des stèles de la même tige adulte ; *a*, moelle ; *b*, endoderme ; *c*, péricycle ; *d*, faisceaux ligneux, groupés en deux bandes séparées par deux larges rayons ; *f*, faisceaux libériens. — II, tige d'*Auricula glutinosa* avec trois stèles (*b*) et trois faisceaux foliaires (*c*), issus de ces stèles. — III, tige d'*Auricula carniolica*, montrant de nombreuses stèles simples ou fusionnées (*b*), la sortie des faisceaux foliaires (*d*) et l'amorce de la feuille (*c*), pourvue de trois faisceaux libéroligneux (Van Tieghem).

libéroligneuse circulaire de la tige est, de même, doublée vers l'intérieur, comme vers l'extérieur, d'un endoderme continu.

Ajoutons qu'une même tige peut être schizostélique à sa base (rhizome de certaines Prêles) et monostélique dans sa portion aérienne.

Canaux sécréteurs de la tige. — On parlera plus loin (p. 368) des canaux sécréteurs de la tige et de leur localisation.

2. — Développement de la structure primaire. — Définir les *cellules initiales* du sommet de la tige, voir comment elles se cloisonnent pour constituer un *méristème* et comment ce méristème se différencie à une certaine distance du sommet en structure primaire, voilà l'objet de l'étude du développement.

Considérons successivement :

1° Les Cryptogames vasculaires, où le sommet de la tige n'est normalement occupé (comme d'ailleurs chez les Muscinées) que par *une seule cellule initiale* ;

2° Les Phanérogames, où le foyer de croissance, plus différencié, comprend typiquement *trois groupes d'initiales*.

1 Cryptogames vasculaires. — Chez les Fougères, par exemple, le sommet de la tige est occupé par une cellule unique en forme de pyramide triangulaire (fig. 399, *a*), dont la base convexe correspond à la limite extrême du membre. Sur la coupe, cette cellule se présente sous la forme d'un triangle, de largeur variable, selon que la coupe passe plus ou moins près de l'axe.

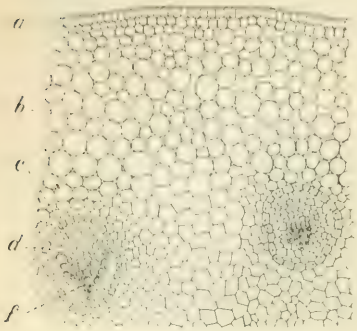


Fig. 397. — Coupe transversale de tige florale schizostélique d'*Eranthis hiemalis* (Renonculacée). — *a*, épiderme ; *b*, parenchyme fondamental ; *c*, endoderme du faisceau *df* ; *d*, liber ; *f*, bois (gr. : 40) (Marié).

Seuls, les genres Lycopode et Isoète, ainsi que certaines espèces de Sélaginelles, plantes de la classe des Lycopodiacées (voy. *Crypt. vascul.*) offrent plusieurs cellules pyramidales, placées côte à côte.

Dans une Fougère monostélique, la cellule mère se cloisonne parallèlement à chacune de ses trois faces, comme il a été expliqué pour la racine : les cloisonnements parallèles à la face courbe n'ont pas lieu, la tige manquant de coiffe. Il se constitue ainsi trois séries longitudinales de segments (fig. 399, *b*), qui se subdivisent à leur tour pour engendrer le méristème.

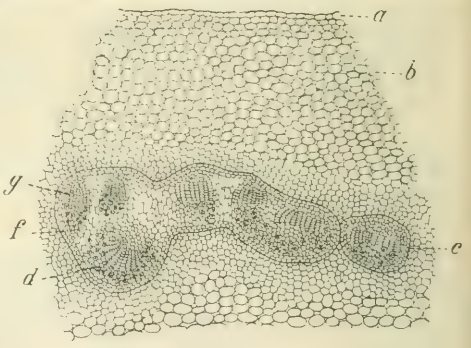


Fig. 398. — Coupe transversale du rhizome de *Ranunculus multifidus*, à schizostélie incomplète. — *a*, épiderme ; *b*, parenchyme fondamental ; *c*, endoderme, entourant deux faisceaux libéroligneux ; *g*, liber ; *d*, bois ; *f*, endoderme, enveloppant une série de faisceaux (gr. : 25) (Marié).

Chaque segment prend d'abord une cloison tangentielle (*c*), qui correspond à la limite de l'écorce et du cylindre central ; les cloisonnements ultérieurs (*d*) de la cellule extérieure, mère de l'écorce, donnent naissance, non seulement au méristème cortical, mais encore à l'assise superficielle protectrice ou épiderme.

Selon les espèces, cette dernière assise se trouve constituée à une plus ou moins grande distance du sommet (*g*), mais jamais au niveau de la cloison tangentielle première (*c*) des segments tabulaires.

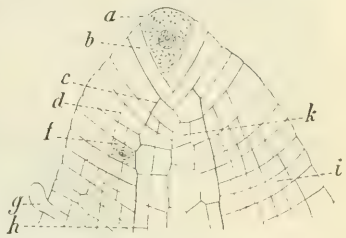


Fig. 399. — Sommet de tige souterraine de *Nephrolepis davallioïdes* (Cryptog. vasc.). — *a*, cellule initiale ; *b*, segments latéraux encore simples ; *c*, cloison séparatrice de l'écorce et du cylindre central ; *d*, cloison séparant l'écorce externe et interne ; *f*, cellule rhizogène (endoderme actuel) ; *g*, papille ; *h*, endoderme définitif ; *i*, écorce externe ; *k*, parenchyme stélique (Van Tieghem).

2° Phanérogames. — Lorsqu'on passe de la structure primaire d'une Phanérogame au méristème terminal, on voit, sur les sections longitudinales et transversales, que les trois régions de cette structure, l'épiderme, l'écorce et le cylindre central, naissent de façon variable, selon les plantes.

a) Dans une disposition relativement simple (Berbéride et la plupart des *Dicotylédones*), les trois régions se continuent chacune régulièrement autour du sommet, sous la forme d'*une simple assise de méristème* (fig. 400). Dans cette assise, ce sont les cellules les plus élevées seules qui sont génératrices ; mais il est difficile d'en préciser le nombre, tant elles ressemblent aux cellules qui leur font suite et qui procèdent de leurs cloisonnements. Même, dans certaines plantes (Renonculacées...), chaque région se réduit à *une seule initiale* (fig. 400, *a*, *b*, *c*).

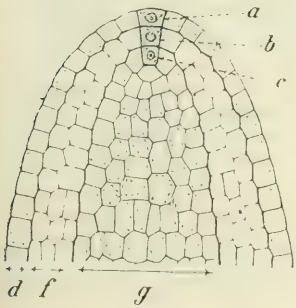


Fig. 400. — Coupe schématique du sommet de la tige d'une Dicotylédone. — *a*, initiale unique de l'épiderme ; *b*, de l'écorce ; *c*, du cylindre central ; *d*, épiderme ; *f*, méristème cortical ; *g*, méristème du cylindre central.

Les initiales (ou l'initiale unique) de la première assise ne se cloisonnent que radialement et donnent lieu ainsi à l'épiderme simple de la tige.

Celles de la seconde et de la troisième assise détachent latéralement des segments, dont les subdivisions ultérieures constituent respectivement le méristème cortical et le méristème péricyclique, fasciculaire et périmédullaire du cylindre central ; en outre, les initiales

de la troisième assise se cloisonnent normalement à l'axe, pour détacher les segments originels de la moelle.

b) Très souvent (Hippuride ou Pesse, Euphorbe, certaines Graminées), l'écorce se continue autour du sommet par *une série d'assises cellulaires distinctes* (fig. 401), ayant chacune à

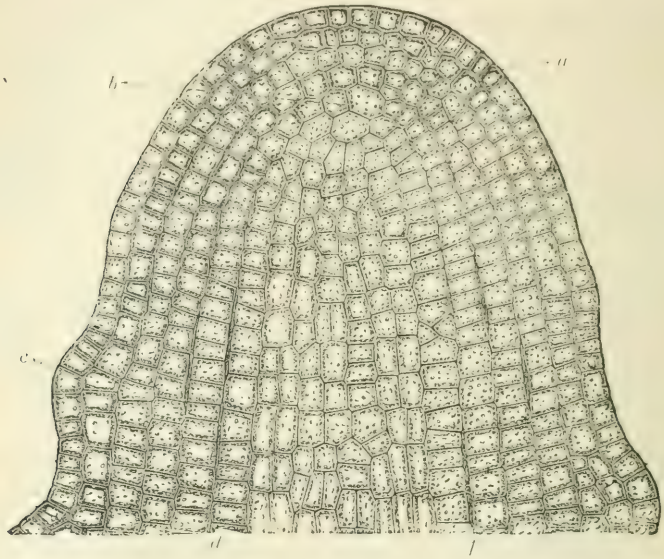


Fig. 401. — Coupe longitudinale du sommet de la tige de l'Hippuride (*Hippuris vulgaris*). — *a*, épiderme et écorce ; *b*, nombreuses initiales de l'écorce et initiale unique du cylindre central ; *c*, ébauche de feuille ; *d*, *f*, limite du méristème du cylindre central. L'écorce comprend 4 assises de méristème (gr. : 150).

leur point culminant une ou plusieurs initiales, tandis que l'épiderme et le cylindre central se comportent comme dans le cas précédent.

c) Enfin, dans nombre de tiges, les initiales des trois régions sont indistinctes les unes des autres et, de plus, confondues avec le méristème qui procède de leurs cloisonnements, jusqu'à une petite distance du sommet.

d) Dans la généralité des *Monocotylédones*, on trouve tantôt *trois*, tantôt *deux initiales* seulement (Graminées), au sommet de la tige : dans ce dernier cas, la plus élevée donne l'épiderme, et la seconde à la fois l'écorce et le cylindre central.

Quant aux *Gymnospermes* (Cycadées...), elles n'offriraient, du moins certaines espèces, qu'une *initiale unique*, ce qui en

ferait, sous ce rapport comme pour la reproduction (v. *Fleur*), un groupe intermédiaire entre les Cryptogames vasculaires et les Angiospermes. Mais il y a des exceptions (fig. 468, *b*).

On voit, par ce qui précède, que le sommet de la tige offre d'ordinaire une structure moins simple et moins tranchée que celui de la racine, sous le rapport des cellules initiales.

Différenciation du cylindre central. — A une petite distance du sommet, là où la structure primaire n'est encore qu'ébauchée, les faisceaux libéroligneux, ainsi que le péricycle, les rayons médullaires et la zone périphérique de la moelle (*zone périmédullaire*), sont représentés (fig. 402, *g*) par de simples massifs de cellules, plus étroites que les cellules avoisinantes du parenchyme (moelle, écorce). Plus bas (*ik*), ces cordons de méristème (*cordons procambiaux*) se différencient.

Remarquons que la moelle proprement dite ou *conjonctif central* (*h*), issue du méristème central, se différencie plus tôt que la zone périmédullaire (*i*) et les faisceaux (*k*).

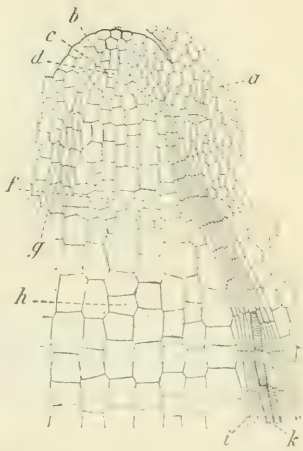


Fig. 402. — Coupe longitudinale du sommet de la tige de *Solanum nigrum*. — *a*, ébauche d'un faisceau procambial de la première feuille ; *b*, épiderme du sommet de la tige ; *c*, méristème cortical ; *d*, cellule initiale de la moelle ; *f*, niveau du premier nœud ; *g*, faisceau procambial ; *h*, moelle ; *i*, zone périmédullaire ; *k*, premiers vaisseaux (Flot).

Origine des bourgeons axillaires. — Les bourgeons axillaires, germes de pousses feuillées comme le bourgeon terminal de la tige, naissent, chez les Phanérogames, du cloisonnement d'un groupe de cellules épidermiques et d'un groupe de cellules corticales sous-jacentes (fig. 202, *b*), à l'aisselle des feuilles du bourgeon terminal.

Le mamelon de méristème issu de ce cloisonnement, tout en produisant de jeunes feuilles, différencie petit à petit des cellules initiales à son sommet, tandis que plus bas les trois régions de la structure primaire s'ébauchent.

L'épiderme du jeune bourgeon prolonge directement celui de la tige et en provient. L'écorce et le cylindre central ont ici une origine commune ; car l'une de ces deux régions, comme l'autre, procèdent du groupe de cellules génératrices corticales de la tige mère.

Les faisceaux libéroligneux des bourgeons sont unis sans discontinuité à ceux de la tige. A cet effet, après s'être fusionnés entre eux à la base du bourgeon, ce qui en diminue le nombre, ils se continuent dans le cylindre central de la tige mère au nœud correspondant, et là se rattachent aux faisceaux caulinaires, soit directement, soit après avoir cheminé de haut en bas, le long d'un ou plusieurs entrenœuds, à la périphérie du cylindre central.

Les bourgeons, on le voit, sont des *formations exogènes*, et non endogènes comme les radicelles ou les racines latérales.

Origine des racines latérales. — 1° Chez les Cryptogames vas-

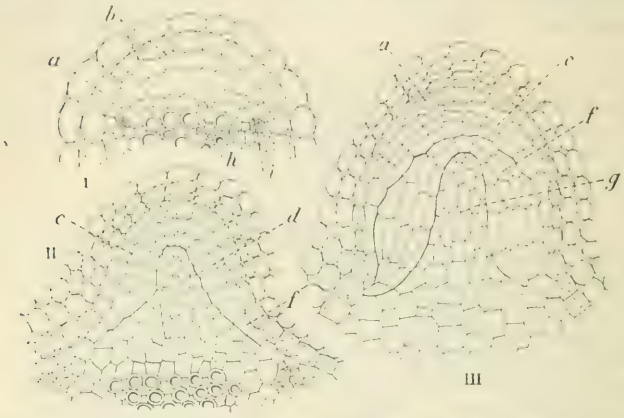


Fig. 403. — Développement d'une racine latérale de Callitriche (*C. stagnalis*). — I, coupe transversale de tige jeune ; *a*, endoderme ; *h*, *i*, faisceau libéroligneux ; *b*, arc rhizogène interfasciculaire, divisé en deux assises — II, *c*, assise rhizogène extérieure de la figure précédente, dédoublée, origine de l'épiderme (III, *c*) et de l'écorce (III, *f*) ; *d*, cylindre central. — III, *a*, endoderme, en partie dédoublé (poche digestive) ; *c*, *f*, *g*, méristèmes de l'épid., de l'écorce et du cylindre central de la racine (gr. : 160) (Lemaire).

culaires (Fougères), les racines latérales naissent de bonne heure, c'est-

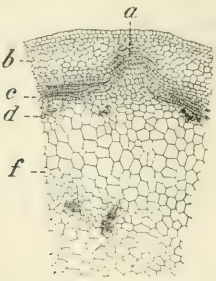


Fig. 404.

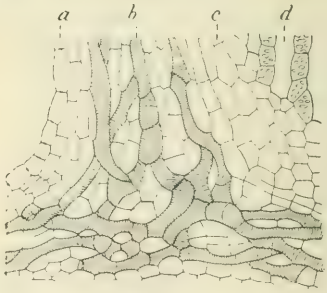


Fig. 405.

Fig. 404. — *a*, racine latérale de *Zebrina discolor*, en voie de sortie ; *b*, écorce de la tige mère ; *c*, réseau radicifère ; *d*, faisceau libéroligneux de la tige ; *f*, moelle avec fascicules vasculaires (Mangin).

Fig. 405. — Coupe d'un nœud de *Sagittaria sagittæfolia*. — *a*, endoderme de la tige, se continuant avec celui de la racine latérale ; *b*, vaisseaux rayés du réseau radicifère d'union ; *c*, parenchyme ; *d*, écorce lacuneuse (Mangin).

à-dire *très près du sommet* de la tige, dans le méristème terminal même, du cloisonnement d'*une cellule* de l'assise limitante interne de l'écorce,

ce que l'on peut nommer *l'endoderme actuel* (fig. 399, f_1). Par des cloisons obliques, cette cellule-mère s'organise en une cellule pyramidale, à face courbe extérieure; après quoi, elle se subdivise parallèlement à ses trois faces planes et à sa face courbe, comme il a déjà été expliqué pour la racine terminale (p. 244).

2° Chez les Phanérogames, c'est un groupe de *cellules péricycliques* (cellules de l'assise extérieure, si le péricycle est composé), qui engendre le mamelon radiculaire, puis, par différenciation, la jeune racine (fig. 403, I, *b*).

Les cellules génératrices des racines latérales sont placées, tantôt en

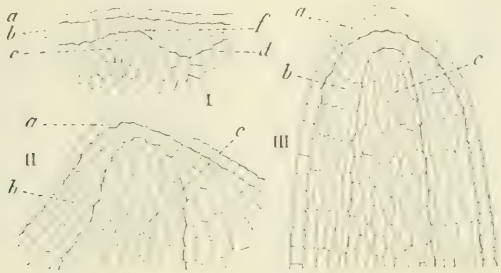


Fig. 406. — Stades du développement des racines latérales exogènes du Cresson (*Nasturtium officinale*). — I, *a*, épiderme de la tige, avec initiales de l'épiderme de la racine ; *b*, première assise corticale dédoublée, sauf en *f*, initiales de l'écorce de la racine ; *d*, deuxième assise corticale, dédoublée en *c*, initiales du cylindre central. — II, *a*, épiderme encore simple ; *b*, écorce ; *c*, cylindre central. — III, méristème des trois régions de la jeune racine ; *a*, épiderme dédoublé (gr. : 160) (Lemaire).

correspondance avec les faisceaux libéroligneux, tantôt dans leur intervalle (fig. 403, I); dans l'un et l'autre cas, la racine latérale rattache ses faisceaux propres à ceux de la tige.

Parfois, les racines latérales naissent en des points indéterminés (fig. 404, *a*), et alors leur jonction avec les faisceaux caulinaires les plus voisins s'effectue par l'intermédiaire de petits cordons libéroligneux enchevêtrés (*c*), différenciés dans la zone profonde du péricycle. Ces faisceaux de raccordement forment ce que l'on nomme le *réseau radicifère* (fig. 405, *b*).

La sortie des racines latérales s'opère, comme celle des radicelles, par *digestion* des tissus qui les séparent de la surface (écorce...); cette digestion est effectuée, soit par l'épiderme (coiffe) de la racine (Crucifères...), soit par l'intermédiaire d'une *poche digestive* plus ou moins épaisse, de nature endodermique, qui accompagne la radicelle jusqu'au dehors (fig. 403, *a*).

Racines latérales exogènes. — Par exception, les racines latérales précoces, qui, chez les Crucifères (Cresson, fig. 406), naissent de la base même des bourgeons axillaires (*racines gemmaires*), du côté supérieur (fig. 293, C), sont *d'origine exogène*, c'est-à-dire qu'elles se constituent sur la tige superficiellement (fig. 406, I, *a*, *f*, *c*), à la manière d'un bourgeon, et non dans la profondeur du membre générateur, selon la règle.

CHAPITRE III

LA FEUILLE

Définition. — La feuille, membre chlorophyllien par excellence de la plante, procède d'un développement transverse local de la tige au nœud. Son rôle est prépondérant dans la vie végétale : c'est dans la feuille, en effet, que s'effectue, grâce à la radiation solaire, et par l'intermédiaire de la chlorophylle, l'assimilation des principes minéraux de l'aliment, notamment celle de l'anhydride carbonique. Or, de cette assimilation résultent les principes organiques nourriciers, destinés à la plante entière.

La feuille, comme la tige, existe, à l'état d'ébauche purement cellulaire, chez diverses Algues (Sargasses, voy. *Algues*). Chez les Mousses, elle est déjà beaucoup mieux conformée, quoique encore cellulaire (voy. *Muscinées*). Le membre atteint son plus haut degré de perfectionnement chez les Cryptogames vasculaires et chez les Phanérogames, par suite de la différenciation de faisceaux conducteurs dans le parenchyme.

Considérons successivement la *morphologie externe* et la *structure* de la feuille.

I. — MORPHOLOGIE EXTERNE DE LA FEUILLE

Parties de la feuille. — Une feuille (fig. 407) offre d'ordinaire à considérer trois parties : le *limbe*, le *pétiole* et la *gaine*.

1° Le *limbe* ou lame verte du membre (*c*) tourne l'une de ses faces vers le ciel, l'autre vers la terre. En raison de la forme arquée des jeunes feuilles dans le bourgeon, la face supérieure de ces appendices est dite aussi *face interne* ou *ventrale*, et leur face inférieure, *face externe* ou *dorsale ;* leur

épanouissement, au sortir du bourgeon, résulte d'une accélération de la croissance sur la face ventrale.

Dans le limbe, il y a lieu de distinguer : 1° les *nervures*, ordinairement anastomosées en réseau et composées essentiellement de faisceaux libéroligneux ; 2° le *parenchyme vert*, tissu assimilateur, qui occupe les mailles du réseau des nervures.

Fig. 407. — Feuille de Charme. — *a*, stipules ; *b*, pétiole ; *c*, limbe ; *d*, bourgeon axillaire.

Très exceptionnellement, le parenchyme chlorophyllien est frappé d'arrêt de développement dans les mailles des nervures ; ces dernières sont alors percées à jour, comme dans l'Ouvirandre (*Ouvirandra fenestralis*), plante aquatique de Madagascar, dont la feuille offre l'aspect d'une dentelle.

Ailleurs, au lieu d'être vert, le parenchyme reste incolore, soit par places seulement (*feuilles panachées* d'Erable), soit dans toute son étendue. L'Aspidistre, Liliacée ornementale par son bouquet de longues feuilles cireuses,

Fig. 408. — A, feuille pennée du Châtaignier. — B, feuille palmée de la Vigne ; *a*, limbe ; *b*, vrille rameuse caulinaire. — C, feuille de Blé ; *a*, nœud ; *b*, gaine foliaire, enveloppant l'entrenœud ; *c*, ligule ; *d*, limbe. — D, feuille engainante de Lis. — E, feuille composée pennée du Rosier ; *a*, stipules, connées au pétiole ; *b*, folioles.

d'un vert brillant, panache ses feuilles en blanc par le seul effet de l'addition de sable à la terre où elle végète.

La teinte verte des corps chlorophylliens est quelquefois

masquée par un pigment spécial, l'*anthocyane*, dissous dans le suc cellulaire de l'épiderme. C'est l'anthocyane qui donne à certains Hêtres (fig. 93), Noisetiers, Bouleaux, leur teinte rouge-brun ou violacée caractéristique : en tamisant la lumière, ce pigment protège vraisemblablement la chlorophylle contre l'action nuisible d'une radiation solaire trop ardente.

2° Le *pétiole* (fig. 407, *b*) est le cordon grêle qui soutient le limbe de la feuille ; son bord inférieur est ordinairement convexe et son bord supérieur creusé d'un sillon. Parfois cependant il est cylindrique (Lierre, fig. 444).

Dans la Mâcre (*Trapa natans*), plante nageante, la base du pétiole est renflée en un flotteur rempli d'air.

3° La *gaine*, dilatation basilaire du pétiole (fig. 408, *D*), fixe la feuille entière à la tige (Platane, Marronnier) ; elle est d'autant plus large que la feuille offre un plus grand développement [Ombellifères (Carotte, Angélique...), Rhubarbe, Graminées, fig. 408, *C*, *b*].

Fréquemment, on remarque en outre, de chaque côté de la base de la feuille, deux folioles vertes, les *stipules* (fig. 407, *a*).

Simplification de la feuille. — La feuille adulte peut se réduire à un limbe pétiolé (Cerisier, Orme), ou même à un limbe seul, auquel cas la feuille est dite *sessile* (Tabac, Fusain, Troène).

Chez les Graminées (fig. 408, *C*), la longue gaine (*b*), qui entoure tout un entrenœud, se continue directement avec le limbe (*d* ; elle porte en outre à son extrémité supérieure une petite languette ou *ligule* (*c*).

Chez certains Acacias d'Australie, la feuille se réduit à un pétiole, aplati en une lame, dite *phyllode*, orientée dans un plan vertical. Ailleurs, la feuille constitue un simple vrille (fig. 418, *b*), ou une épine (fig. 437).

Les phyllodes peuvent coexister chez les Acacias avec des feuilles normales (fig. 413), ainsi qu'avec des feuilles de conformation intermédiaire (fig. 409) ; ces dernières, tout en présentant les nombreuses folioles de leur limbe, portent déjà un pétiole aplati dans un plan vertical.

Nervation. — La disposition des nervures dans le limbe de la feuille se rattache à trois modes principaux : le mode *penné*, le mode *palmé* et le mode *parallèle*.

1° La *nervation* est *pennée* (Cerisier), quand le pétiole se prolonge par une nervure principale médiane (fig. 408, *A*), d'où se détachent latéralement des nervures secondaires obliques, parallèles entre elles, qui, à leur tour, donnent des nervures plus fines, anastomosées en réseau.

La nervure médiane peut rester indivise dans les feuilles étroites (Pin, Sapin, Bruyère).

2° La *nervation* est *palmée* (Vigne, Platane, fig. 408, *B*),

quand la nervure médiane est accompagnée latéralement d'autres fortes nervures, qui partent comme elle de l'extrémité

Fig. 409.

Fig. 410.

Fig. 409. — Feuille composée bipennée d'Acacia, avec pétiole dilaté en lame verticale, passant au phyllode.

Fig. 410. — Feuilles parallélinerves entières de Glaïeul (Iridée).

du pétiole, en divergeant dans le limbe ; chacune de ces nervures se ramifie ensuite, comme dans le mode précédent.

On qualifie cette nervation de *peltée* (fig. 411), quand le pétiole s'insère, non au bord même du limbe, mais en un point intérieur, d'où partent en rayonnant les nervures principales (Capucine).

3° Dans la *nervation parallèle* (fig. 410), les nervures cheminent côte à côte, d'une extrémité du limbe à l'autre, simplement reliées entre elles par des anastomoses transverses.

Cette disposition est générale chez les Monocotylédones (Graminées, Liliacées, Iridées).

Chez quelques Dicotylédones, à limbe ovoïde et élargi vers le milieu (Cannellier, Mélastome, Gui), les nervures, au lieu d'être à peu près parallèles, sont arquées : elles s'éloignent graduellement les unes des autres, à partir du pétiole, pour se rapprocher de nouveau au sommet du limbe.

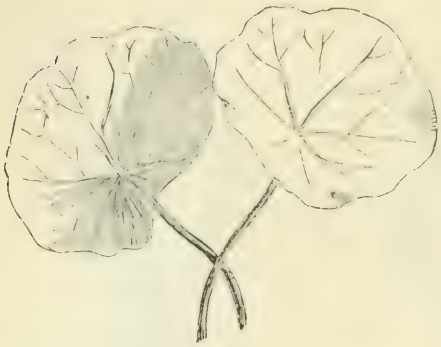


Fig. 411. — Feuilles peltées de la Capucine.

Durée de la feuille. — Dans les climats tempérés et froids, les feuilles tombent généralement à l'approche de l'hiver.

Par exception, les Conifères (Pin, Sapin) et quelques autres plantes (Buis, Houx, Fusain...) gardent les leurs pendant toute l'année, et ce n'est que sur les branches d'un certain âge qu'on les voit se flétrir et tomber.

Dans les climats chauds, au contraire, bien des espèces (Palmiers, Figuiers) produisent de nouvelles feuilles, à mesure que les anciennes disparaissent et ne sont par suite jamais entièrement privées de ces organes, à moins qu'elles n'aient à subir de longues périodes de sécheresse. Dans le Midi, le Camellia et l'Olivier sont toujours verts; le Chêne vert y conserve aussi son feuillage.

L'influence du froid sur la caducité des feuilles de nos arbres est si nette que le Cerisier et le Pêcher, par exemple, transportés sous un climat chaud, tel que celui de Ceylan, y deviennent des arbres toujours verts. Pareillement, la Vigne, aux îles Canaries, renouvelle progressivement les feuilles qu'elle détache; le Platane, en Grèce, le Châtaignier, auprès de Naples, sont feuillus toute l'année.

Chute des feuilles. — Vers le moment de la *chute automnale*, les feuilles perdent peu à peu leur contenu cellulaire ; de vertes qu'elles étaient, elles deviennent jaunes, comme dans le Peuplier, la Vigne à raisin blanc, ou rouges, comme dans le Fraisier, la Vigne à fruits rouges, puis se détachent. Parfois elles se dessèchent et brunissent sur l'arbre, comme dans le Chêne, où elles subsistent jusqu'au printemps. En tombant, les feuilles laissent sur la tige une cicatrice subérifiée, de forme variable avec les espèces et parfois caractéristique (Marronnier, fig. 336, Ailante).

La feuille peut ne pas tomber, comme à l'ordinaire, d'un seul coup; chez les Palmiers, par exemple, ce sont les bases persistantes des pétioles, qui hérissent la surface du stipe.

Préalablement à la chute des feuilles, l'amidon, les sucres, etc., que renferment ces organes, sont détruits en partie par la combustion lente,

qui s'exerce dans les cellules en voie de mortification; une autre partie de ces principes est transportée dans les rameaux voisins, pour y subsister sous forme de réserves, en vue d'une croissance ultérieure.

D'autres substances (oxalate de calcium, etc.), loin d'éprouver une semblable migration, restent telles quelles dans la feuille en voie de dépérissement et la suivent dans sa chute. C'est ainsi que la feuille jaunie de l'Avoine contient sensiblement la même quantité de matières protéiques et de potasse que la feuille verte, tandis que l'acide phosphorique en a

Fig. 412.

Fig. 413.

Fig. 412. — Feuille pinnatipartite d'Ombellifère; en bas, la gaine.

Fig. 413. — *a*, rameau fleuri d'Acacia (*A. nilotica*), à feuilles composées bipennées; *b*, fleur isolée (nombreuses étamines); *c*, fruit moniliforme.

émigré, pour être vraisemblablementin corporé aux réserves albuminoïdes des graines en voie de maturation.

Que la chute soit précoce ou tardive, le protoplasme et le noyau finissent par périr d'inanition; après quoi, la feuille, progressivement réduite à l'état de squelette inerte, devient, sur le sol où elle tombe, la proie des organismes décomposants (voy. *Bactéries*). Par les fermentations qu'ils provoquent, ces organismes restituent à l'atmosphère le carbone des membranes sous la forme première d'anhydride carbonique, tandis que l'azote organique se dégage à l'état libre ou sous la forme ammoniacale. Quant au soufre et au phosphore des principes albuminoïdes, ils passent respectivement à l'état de sulfates et de phosphates.

Ramification de la feuille. — La ramification de la feuille résulte d'une accélération locale de sa croissance transverse. Elle se traduit, dans le limbe, par l'apparition de *découpures* plus ou moins profondes, et dans le pétiole, par la formation de *folioles*; ces dernières caractérisent les *feuilles composées*.

1° *Découpures du limbe.* — Courtes et terminées en pointe dans la feuille *dentée* (Châtaignier, fig. 408, *A*), courtes et arrondies dans la feuille *crénelée* (Peuplier), elles s'avancent plus profondément dans la feuille *lobée* (Chêne, Vigne, fig. 408, *B*) et dans la feuille *fide* (Chardon) et se prolongent jusqu'à la nervure médiane dans la feuille *partite* (Millefeuille ; Carotte, fig. 412 ; feuilles submergées de Cabombe, fig. 545).

Quand la croissance s'opère régulièrement sur tout le pourtour du limbe, le bord reste entier (Blé, Lis, Lilas).

Le mode de découpure du limbe et la nervation interviennent dans la caractéristique des feuilles. La feuille du Cerisier est dite *pennidentée ;* celle du Chêne, du Houx, *pennilobée ;* celle de la Vigne, du Platane, *palmilobée ;* celle du Millefeuille, *pennipartite ;* celle du Blé, *parallèle-entière*, etc.

2° *Feuilles composées.* — Les feuilles composées se constituent de deux manières.

a) Quand le pétiole principal produit de chaque côté une série de pétioles secondaires plus ou moins développés, ter-

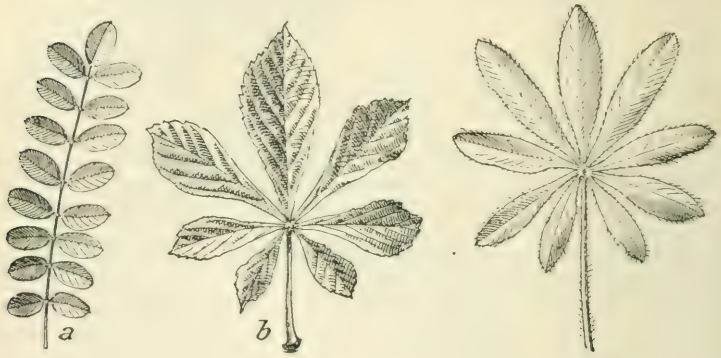


Fig. 414. Fig. 415. Fig. 416.

Fig. 414 et 415. — *a*, feuille composée pennée du Robinier Faux-Acacia (stipules épineuses non représentées) ; *b*, feuille composée palmée du Marronnier.

Fig. 416. — Feuille composée palmée du Lupin, abaissant ses folioles, le soir, sur le pétiole.

minés chacun par un limbe de feuille ou *foliole*, la feuille est dite *composée pennée* (Robinier, fig. 414, *a* ; Noyer, Ailante). Dans ce cas, les folioles s'insèrent, tantôt isolément (Robinier), tantôt par paires (Ailante) sur le pétiole principal, et d'ordinaire elles restent dépourvues de bourgeons à leur aisselle. Le pétiole principal se termine, soit par une foliole (Robinier,

Rosier, fig. 400, *E*, Sainfoin), soit par une pointe courte (Fève), soit par une vrille d'attache (Pois, fig. 438).

La feuille est dite *composée bipennée*, quand les pétioles secondaires produisent chacun une double rangée de pétioles tertiaires plus ou moins marqués, portant les folioles, comme dans la Sensitive et l'Acacia (fig. 413).

b) Lorsque les pétioles secondaires et leurs folioles sont tous insérés en divergeant à l'extrémité libre du pétiole principal,

Fig. 417.

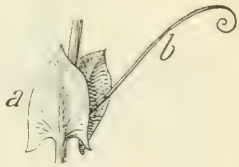


Fig. 418.

Fig. 417. — Mercuriale (*Mercurialis perennis*). — *a*, les quatre stipules ; *b*, limbe (feuilles opposées) ; *c*, capsule velue avec ses deux stigmates (gr. nat.).

Fig. 418. — *b*, feuille de Gesse aphaca (*Lathyrus aphaca*), réduite à une vrille simple ; *a*, stipules larges.

la feuille est dite *composée palmée* (Lupin, fig. 416 ; Marronnier, fig. 415, *b*).

Les feuilles composées, comme celles du Lupin, de la Sensitive, accomplissent fréquemment des *mouvements périodiques*, grâce aux *renflements moteurs* de la base du pétiole principal ou des folioles (voy. *Mouvements*).

Feuilles stipulées. — La ramification normale de la feuille se complique assez fréquemment chez les plantes à feuilles isolées, rarement chez les plantes à feuilles verticillées (fig. 417 et 419), de la production de deux folioles vertes, insérées latéralement, à la base même de la feuille, contre la tige, et nommées *stipules* (fig. 417 et 407, *a*).

Les faisceaux de ces appendices allant rejoindre ceux du pétiole de la feuille (p. 333), les stipules apparaissent comme de simples ramifications de cette dernière.

Les stipules sont déjà présentes dans le bourgeon ; souvent même elles y sont entièrement développées, protégeant ainsi efficacement les jeunes feuilles dont elles dépendent.

a) Les stipules sont *persistantes* chez un très grand nombre de plantes,

comme le Rosier (fig. 408, E, *a*) et le Trèfle, où elles sont allongées en languette et en partie concrescentes avec le pétiole.

Dans le Pois cultivé (fig. 438, *c*), elles acquièrent un énorme développement et compensent par là, au point de vue de l'assimilation, la réduction en vrille des trois ou cinq folioles terminales (*b*); dans la Gesse aphaca (fig. 418), les feuilles sont réduites à une longue vrille simple (*b*), et les larges stipules sont les seuls organes capables d'assimiler activement l'anhydride carbonique.

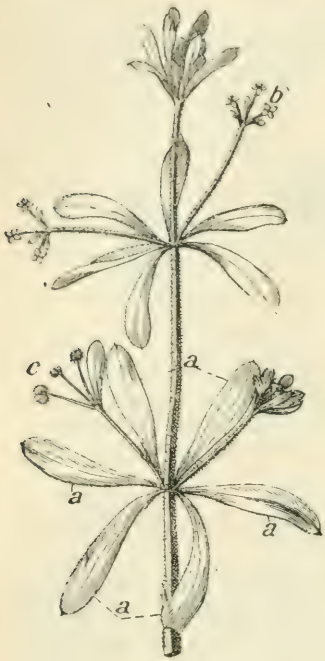


Fig. 419. — Rameau de Gaillet gratteron (*Galium aparine*). — *a*, *a*, verticille de deux feuilles opposées et de quatre stipules aussi grandes qu'elles ; *b*, fleurs ; *c*, fruits couverts de poils crochus (gr. nat.).

Chez les Gaillets (fig. 419), où les feuilles sont opposées deux par deux, les stipules, au nombre de quatre (ou davantage) à chaque nœud, se développent autant qu'elles, en sorte que l'ensemble simule un faux verticille de six feuilles. La nature stipulaire de quatre de ces folioles est attestée par le raccord de leurs faisceaux propres à ceux des deux autres, lesquelles apparaissent ainsi comme les feuilles proprement dites (fig. 471).

Dans les Polygonées (Rhubarbe), l'étui, qualifié d'*ochréa*, qui enveloppe la base de la feuille et de l'entrenœud immédiatement supérieur, représente une double stipule très accrue.

b) Les stipules sont au contraire *caduques* dans la plupart des arbres forestiers; elles tombent, en effet, peu après l'épanouissement des feuilles (Charme, Hêtre, fig. 337, Châtaignier). Dans ce cas, l'unique rôle des stipules est d'abriter les jeunes feuilles à l'intérieur du bourgeon, et non de contribuer à l'assimilation chlorophyllienne, comme dans le cas précédemment étudié des stipules persistantes.

Les folioles des feuilles composées peuvent être pourvues aussi à leur base de petites stipules, dites *stipelles* (Robinier, Haricot). Dans le Robinier Faux-Acacia, les stipules basilaires du pétiole sont épineuses.

Phyllotaxie : disposition des feuilles. — La disposition des feuilles, et par suite celle des rameaux, sur la tige, est soumise à des règles déterminées, variables toutefois d'une plante à une autre. Même, dans une plante donnée, elle peut obéir à plusieurs modes, selon les niveaux.

Toujours les feuilles sont réparties en *séries longitudinales*

équidistantes, ce qui contribue, par le partage de l'espace environnant, au bon accomplissement des fonctions de ces organes.

Les feuilles sont, tantôt *isolées* le long de la tige (Coudrier, fig. 421), tantôt *verticillées* (fig. 425), c'est-à-dire réunies par groupes au même nœud, les feuilles de chaque verticille étant à égale distance angulaire les unes des autres.

Quand le verticille ne comprend que deux feuilles, insérées aux extrémités d'un même diamètre, les feuilles sont dites *opposées* (Lilas, Troène) : c'est le cas ordinaire des feuilles verticillées (fig. 426).

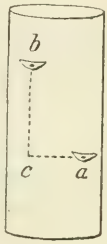


Fig. 420. — *a*, *b*, insertions de deux feuilles consécutives ; *bc*, entre-nœud ; *ac*, divergence.

1° *Feuilles isolées.* — Leur disposition relative est caractérisée par la *divergence*, c'est-à-dire par l'écart angulaire de deux feuilles consécutives, exprimé en fraction de circonférence (fig. 420, *ac*).

Tandis que la divergence reste fixe dans la plante ou dans le rameau considérés, la distance longitudinale qui sépare les

Fig. 421.

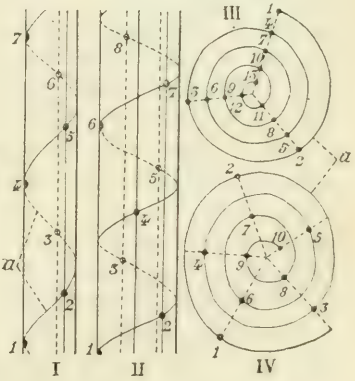


Fig. 422.

Fig. 421. — Rameau de Tilleul avec feuilles à divergences 1/2.

Fig. 422. — Les nombres 1, 2, 3, indiquent les feuilles successives ; *a*, spirale des feuilles (I, II, en place ; III, IV, en projection horizontale). — I, disposition 1/3 ; 1-4, 2-5, 3-6, les trois rangées longitudinales de feuilles. — II, disposition 2/5 (cinq rangées de feuilles). — III, disposition 1/3 (projection horizontale). — IV, disposition 2/5 (*id.*).

insertions de deux feuilles consécutives, en un mot, l'entre-nœud (fig. 420, *bc*), varie avec le niveau.

Détermination de la divergence. — En joignant les inser-

tions consécutives des feuilles par une ligne spirale continue (fig. 422, *a*) et en suivant cette *spirale foliaire* à partir d'une feuille donnée (I, *1*), on en rencontre toujours une autre (I, *1*), qui se trouve exactement superposée à cette feuille, c'est-à-dire dont le plan de symétrie se confond avec le sien.

Si la feuille superposée est la $n^{ième}$, après la feuille prise comme point de départ, et s'il faut, pour l'atteindre, décrire p tours de tige le long de la spirale foliaire, la divergence est $\frac{p}{n}$ de circonférence, et les feuilles se trouvent disposées en n séries longitudinales équidistantes.

Le cas le plus simple est celui de la divergence $\frac{1}{2}$ (Blé, Tilleul, fig. 421). A partir d'une feuille quelconque (*1*), il faut parcourir un tour de spire pour arriver à la feuille superposée (*3*), et l'on rencontre dans ce parcours deux feuilles : toutefois le sens de la spirale foliaire est ici indéterminé, puisque, d'une feuille, on peut arriver à la suivante, aussi bien en tournant à droite qu'à gauche. Les feuilles sont alternativement placées à droite et à gauche de la tige, par conséquent en *deux rangées longitudinales :* l'une des rangées comprend les feuilles *1, 3, 5, 7....* ; l'autre les feuilles *2, 4, 6, 8....*

Quand la divergence est $\frac{1}{3}$ (Bouleau), on rencontre, à partir d'une feuille quelconque (fig. 422, I), trois feuilles jusqu'à la feuille superposée, et l'on ne parcourt qu'un seul tour de spire, comme dans le cas précédent. Il y a, dans cette disposition, *trois rangées longitudinales* de feuilles, comprenant respectivement les feuilles *1,4,7,10,...; 2,5,8,11,...; 3,6,9,12,...*

Séries de divergences. — $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$ représentent, avec $\frac{1}{4}$, les trois divergences fondamentales. Prises deux à deux, elles permettent d'établir très simplement les séries entières de divergences connues.

a) Prenons par exemple $\frac{1}{2}$ et $\frac{1}{3}$, qui représentent les deux premiers termes de la série la plus fréquemment réalisée.

Le troisième terme s'obtient en additionnant respectivement les numérateurs et les dénominateurs des deux précédents, ce qui donne $\frac{2}{5}$; de même, $\frac{2}{5}$ combiné avec $\frac{1}{3}$ donne $\frac{3}{8}$; etc.

La série correspondante est donc :

$$\frac{1}{2} \quad \frac{1}{3} \quad \frac{2}{5} \quad \frac{3}{8} \quad \frac{5}{13} \quad \frac{8}{21} \quad \frac{13}{34} \ldots$$

La divergence $\frac{2}{5}$ est fréquente chez les Dicotylédones (Pommier, Poirier, Prunier, Saule, Peuplier). Dans ce cas (fig. 422, II), on parcourt deux tours

de spire pour rejoindre la feuille superposée, et l'on rencontre cinq feuilles, à la suite de la feuille prise comme point de départ. Il y a cinq rangées longitudinales de feuilles, distantes l'une de l'autre de $\frac{2}{5}$ de circonférence.

Les divergences $\frac{3}{8}$ et $\frac{5}{13}$ se rencontrent dans diverses Mousses.

Remarquons que les divergences successives sont alternativement plus grandes et plus petites ($\frac{1}{2}$ circ. $= 180°$; $\frac{1}{3} = 120°$; $\frac{2}{5} = 144°$; $\frac{3}{8} = 135°$;

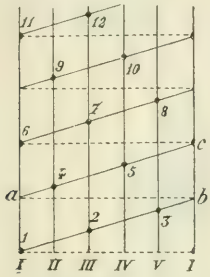


Fig. 423.

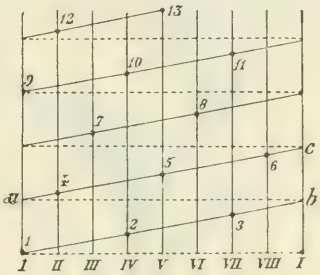


Fig. 424.

Fig. 423. — Graphique de la disposition de feuilles 2/5 sur la tige, dont la surface est supposée développée. — *1, 2, 3,* feuilles successives, insérées aux nœuds ; la ligne qui les joint est la spirale des feuilles ; *ab,* milieu d'un entrenœud (*b* se superpose à *a,* si l'on referme la tige) ; *c,* niveau du nœud *6,* superposé à *1* ; *bc,* 2 entrenœuds 1/2. — I à V, les cinq rangées longitudinales de feuilles.

Fig. 424. — Graphique de la disposition 3/8. — *1, 2, 3,* feuilles successives et spirale des feuilles ; *ab,* niveau d'un entrenœud (*b* se superpose à *a*) ; *bc,* 2 entrenœuds 2/3. — I à VIII, les huit rangées longitudinales de feuilles.

$\frac{5}{13} = 138° 27'$; $\frac{8}{21} = 137° 8'$; $\frac{13}{14} = 137° 38'$; etc.) ; mais les différences vont en diminuant, et les divergences tendent vers une valeur limite fixe.

b) Une autre série de divergences commence par $\frac{1}{3}$ et $\frac{1}{2}$ et comprend, par conséquent, les termes suivants :

$$\frac{1}{3} \quad \frac{1}{2} \quad \frac{2}{5} \quad \frac{3}{7} \quad \frac{5}{12} \quad \frac{8}{19} \ldots$$

c) Une troisième série commence par $\frac{1}{3}$ et $\frac{1}{4}$, ce qui donne :

$$\frac{1}{3} \quad \frac{1}{4} \quad \frac{2}{7} \quad \frac{3}{11} \quad \frac{5}{18} \quad \frac{8}{29} \ldots$$

2° *Feuilles verticillées.* — Cette disposition, très fréquente chez les Dicotylédones, manque aux Monocotylédones, sauf de rares exceptions (Parisette).

Étant plus localisée sur la tige que la disposition isolée, elle doit être interprétée comme un caractère de supériorité.

Le verticille comprend d'ordinaire deux feuilles (*feuilles opposées*), comme dans le Lilas, les Labiées (fig. 426); plus rarement trois feuilles (Laurier-Rose, fig. 425); quatre et parfois trois, dans la Lysimaque commune; une douzaine ou un plus grand nombre, dans la Pesse (*Hippuris*).

Ordinairement les verticilles consécutifs alternent, en sorte que si m est le nombre des feuilles d'un verticille, $\frac{1}{2m}$ représente la divergence entre une feuille quelconque et l'une des

Fig. 425. Fig. 426.

Fig. 425. — Feuilles verticillées par trois du Nérion ou Laurier-Rose.
Fig. 426. — Feuilles verticillées par deux, ou *opposées*, du Lamier blanc.

deux feuilles les plus rapprochées du verticille précédent ou suivant. Par exemple, quand les feuilles sont opposées, les verticilles successifs sont à angle droit, et il y a toujours quatre rangées longitudinales de feuilles (fig. 417); quand elles sont ternées (Laurier-Rose), elles forment six rangées, à 60° d'écart angulaire.

Lorsque les feuilles de deux verticilles consécutifs sont superposées, sans divergence, comme c'est le cas pour les pétales et les étamines des Primulacées et des Plombaginées, c'est qu'un verticille intermédiaire a avorté.

Graphique des divergences. — La disposition des feuilles se représente graphiquement de deux manières : soit par projection de la tige feuillée sur un plan horizontal (fig. 422, III, IV), ce qui donne un diagramme; soit par projection de la surface cylindrique de la tige, supposée d'abord développée, sur un plan vertical (fig. 423 et 424).

Dans le premier cas, on peut, ou bien projeter chaque nœud suivant un cercle, manière commode pour les feuilles verticillées, spécialement pour les verticilles floraux (voy. *Diagrammes*), ou projeter la spirale foliaire, mode ordinairement employé dans le cas des feuilles isolées (fig. 422).

On peut aussi représenter les feuilles en place sur la tige, supposée transparente (fig. 422, I, II).

Bourgeons. — Un bourgeon (fig. 427) consiste en un rudiment de pousse, couvert de jeunes feuilles destinées à s'épa-

Fig. 427.

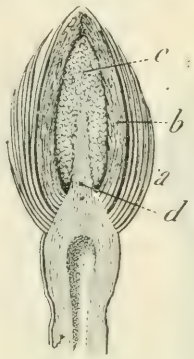


Fig. 428.

Fig. 427. — *a*, bourgeon à fleurs ou *lambourde* du Poirier ; *b*, bourgeon à feuilles ou *dard* ; *c*, *d*, groupes annulaires de cicatrices, laissées annuellement par les écailles des bourgeons, au moment de leur chute. Le rameau *cd* va entrer dans sa troisième année.

Fig. 428. — Coupe d'un bourgeon à fleurs du Marronnier. — *a*, écailles protectrices ; *b*, feuilles plissées et cotonneuses, appelées à s'épanouir ; *c*, ébauche de la grappe de fleurs ; *d*, tige centrale.

nouir, le tout abrité par des écailles protectrices, de forme

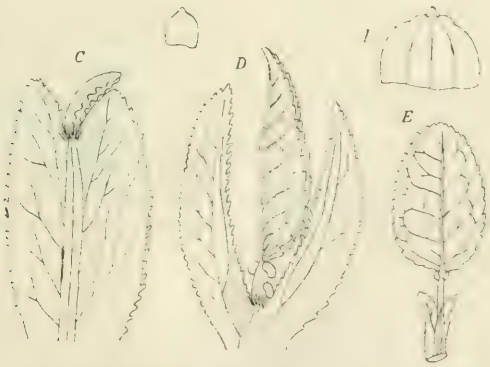


Fig. 429. — Passage des écailles (A) du bourgeon du Prunier (*Prunus Padus*) aux feuilles normales (E). — A, écaille externe; la petite pointe du sommet est l'ébauche du limbe, et l'écaille une simple gaine ; B, écaille plus intérieure, avec pointe (limbe) mieux accusée et, de chaque côté, l'ébauche des stipules ; C, D, limbe et stipules de plus en plus nets (en D, nectaires sur le pétiole) ; E, feuille normale, avec limbe denté, pétiole glanduleux et stipules connées (Gœbel).

plus simple, qui se détacheront au moment de la feuillaison,

non parfois sans s'être notablement accrues (Érable Sycomore). Quand la végétation est continue, comme sous les climats chauds, les écailles enveloppantes manquent ; elles n'existent pas davantage dans nos plantes annuelles.

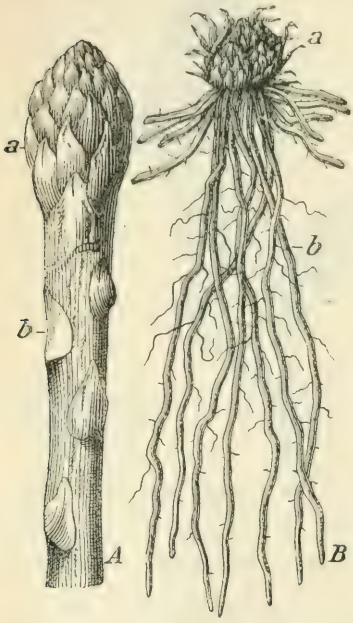


Fig. 430. — A : pousse souterraine d'Asperge ; *b*, feuilles écailleuses ; *a*, bourgeon terminal. — B : *a*, groupe de bourgeons souterrains au printemps, donnant A ; *b*, racine fasciculée (*griffe d'Asperge*).

Dans les arbres à feuilles caduques, la production des écailles est étroitement liée à l'arrêt hivernal de la végétation ; une longue période de sécheresse peut avoir le même effet dans les régions chaudes. Néanmoins, quelques plantes ligneuses de nos pays, comme la Mancienne (*Viburnum Lantana*), offrent des *bourgeons nus*.

Un passage graduel des écailles, qui représentent de simples gaines, aux feuilles intérieures normales peut être observé dans divers bourgeons, notamment ceux du Prunier (*Prunus Padus*, fig. 429).

On distingue : 1° les *bourgeons à feuilles* ou à *bois*, qui se développent simplement en pousses feuillées (fig. 427, *b*) ; les *bourgeons à fleurs* ou *boutons*, qui ne donnent que des fleurs (Pêcher) ; enfin les *bourgeons mixtes*, qui produisent d'abord des feuilles, puis des fleurs (Vigne, Marronnier, fig. 428, Poirier).

Répartition des bourgeons. — Dans le Pêcher et l'Amandier, les rameaux de l'année portent, au printemps suivant, des bourgeons à bois et, disséminés surtout vers le haut, des boutons uniflores.

Les bourgeons de la Vigne sont tous mixtes, sauf ceux que produisent parfois les rameaux âgés ; ils naissent pareillement sur les rameaux de l'année précédente, et non sur ceux de l'année. Au printemps, ils s'épanouissent chacun en une pousse qui produit d'abord des feuilles, puis des grappes florales ; mais le bourgeon qui se constitue à leur extrémité reste ensuite exclusivement un bourgeon à bois.

Dans le Poirier (fig. 427) et le Pommier, les bourgeons des rameaux de l'année ne donnent qu'une pousse feuillée très courte, qui se termine par

un bourgeon à feuilles grêle (*dard*, *b*), lequel reproduit pendant deux ou trois ans le même développement (*dc*). Au printemps de la troisième ou de la quatrième année, un bourgeon mixte (*a*, ovoïde et renflé *lambourde*), émet une courte pousse feuillée avec un corymbe de fleurs.

Préfoliation. — On nomme *préfoliation* ou *vernation* le mode de disposition des feuilles dans les bourgeons : les feuilles y sont toujours groupées, de manière à n'occuper qu'un faible volume.

Modes. — Il y a lieu de définir la préfoliation : 1° pour chaque feuille isolément; 2° pour les feuilles les unes par rapport aux autres.

I. — Pour chaque feuille en particulier, la préfoliation peut être :

1° *plane* (fig. 431, *a*), auquel cas les feuilles ne sont repliées d'aucune

Fig. 431. — Préfoliation. — *a*, plane (Lilas) ; *b*, révolutée (Oseille) ; *c*, condupliquée (Orme) ; *d*, feuille du bourgeon précédent ; *f*, involutée (Violette) ; *g*, convolutée (Arum).

manière (Lilas); les écailles protectrices de nombreux bourgeons (Marronnier) répondent aussi à ce type;

2° *plissée* : les jeunes feuilles sont pliées en éventail (Palmiers, Vigne)

3° *réclinée* : elles sont pliées en deux transversalement (Tulipier);

4° *condupliquée* : chaque feuille est pliée en deux longitudinalement (fig. 431, *c*, *d*), cas fréquent (Orme, Chêne, Amandier, Cerisier);

5° *convolutée* : les feuilles sont enroulées en cornet (Prunier, Arum, fig. 431, *g*);

6° *involutée* : les deux bords de chaque feuille sont enroulés en dedans (Violette, Poirier, Pommier, fig. 431, *f* et fig. 432, *d*);

7° *révolutée* : les bords sont enroulés en dehors (Oseille, fig. 431, *b*);

8° *circinée* : la feuille est recourbée en manière de crosse (Fougères, fig. 6, *c*; Cycadées).

II. — Si l'on considère maintenant les rapports des feuilles entre elles dans le bourgeon, la préfoliation peut être (fig. 432) :

1° *valvaire* : les feuilles, disposées suivant l'un des modes précédents, se touchent simplement bord à bord (Pommier, Scrofulaire à feuilles de Sauge);

2° *imbriquée* (*a*) : les feuilles externes recouvrent les internes, alternativement par paires, si elles sont opposées (Lilas);

3° *équitante* (*b*) : chaque feuille, pliée longitudinalement en deux, c'est-à-dire condupliquée, enveloppe la feuille suivante (Iris);

4° *semi-équitante* (*c*) : les feuilles ne se recouvrent qu'à moitié (Sauge).

Fig. 432. — Préfoliation. — *a*, plane imbriquée ; *b*, condupliquée équitante ; *c*, condupl. semi-équitante ; *d*, involutée ; *f*, révolutée ; *g*, axe du bourgeon.

Nombre de feuilles du rameau annuel. — Au moment de l'éclosion des bourgeons, ou bien la plante se borne à épanouir les feuilles déjà ébauchées dans leur intérieur (fig. 337), sans en produire de nouvelles (Frêne), ce qui réduit parfois à quelques semaines la période de feuillaison (Hêtre, Marronnier); ou bien, une fois les feuilles du bourgeon épanouies, le rameau continue à s'allonger et à développer des feuilles nouvelles, tant que la saison reste favorable (Mûrier).

Bulbes. — Un bulbe (fig. 433), sorte de gros bourgeon souterrain, consiste en une tige courte, ordinairement élargie

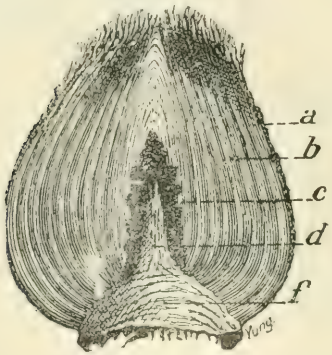


Fig. 433.

Fig. 434.

Fig. 433. — Bulbe tuniqué de Jacinthe. — *a*, écailles protectrices ; *b*, écailles charnues nourricières ; *c*, feuilles minces internes ; *d*, sommet de l'axe avec inflorescence ; *f*, base de l'axe ou plateau.

Fig. 434. — Bulbe écailleux de Lis, avec racines adventives.

à sa base en *plateau* (*f*) et couverte de feuilles de deux sortes : les unes, insérées sur le cône végétatif même (*c*), destinées à constituer les feuilles aériennes : les autres (*b*), plus extérieures, charnues, gorgées de réserves nutritives, et en outre

réduites à la gaine. Souvent les écailles nourricières sont en outre enveloppées de quelques feuilles desséchées (*a*), simplement protectrices (Ail).

Les feuilles nourricières des bulbes répondent à deux dispositions principales. Tantôt elles forment autant d'enveloppes concentriques complètes ou *tuniques* (fig. 433) ; tantôt elles restent étroites et imbriquées les unes sur les autres (fig. 434). De là, la distinction des *bulbes tuniqués* (Ail, Jacinthe) et des *bulbes écailleux* (Lis).

On a vu (p. 262) que les rhizomes charnus, entourés seulement de quelques écailles foliaires peu épaisses, sont parfois qualifiés de *bulbes solides* (Safran, fig. 350, Glaïeul).

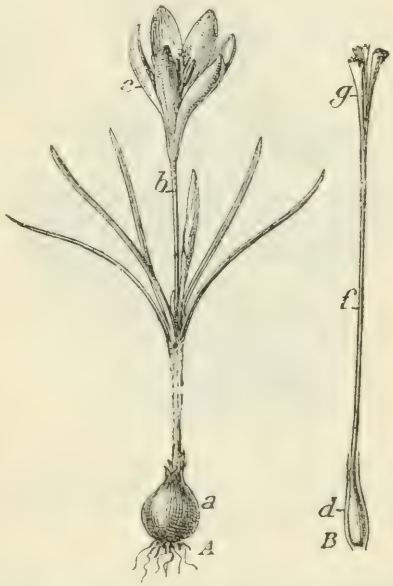


Fig. 435. — A, *a*, bulbe de Safran avec racines adventives ; *b*, fleur. — B, pistil ; *d*, ovaire ; *f*, style ; *g*, stigmate trilobé ou *safran* du commerce.

Pendant la germination des bulbes (fig. 435), les feuilles intérieures s'allongent, aux dépens des réserves des écailles qui les enveloppent, ou du rhizome central (Safran), en même temps que le plateau se couvre de racines adventives. Plus tard, la tige apparaît au dehors, et l'inflorescence s'épanouit.

Au cours de cette végétation, l'ébauche d'un nouveau bulbe apparaît, sous forme d'un bourgeon, à l'aisselle de l'écaille supérieure du bulbe actuel ; ce *bulbe de remplacement* constituera la plante de l'année suivante.

Au lieu d'un seul bulbe de remplacement, il peut d'ailleurs s'en constituer une série, issus d'autant de bourgeons axillaires du bulbe ancien, qui, à la fin, se dessèche entièrement (*caïeux* de l'Ail).

Bulbilles. — Des caïeux se rapprochent les *bulbilles*, simples bourgeons axillaires aériens, capables, comme eux, de jouer le rôle de bouture ; la Ficaire, le Lis bulbeux, diverses Fougères (Aspide, fig. 340) en produisent normalement.

Il y a, on le voit, tous les intermédiaires entre les rhizomes normaux, les bulbes et les bourgeons normaux.

Polymorphisme physiologique de la feuille. — En s'adaptant à des fonctions spéciales, la feuille normale ou *feuille assimilatrice*, dont le rôle essentiel se résume dans l'assimilation chlorophyllienne de l'aliment minéral de la plante, éprouve des différenciations très marquées, donnant lieu respectivement aux *feuilles nourricières, absorbantes, protectrices*, aux *feuilles de soutien* et aux *feuilles reproductrices*.

1° *Feuilles nourricières.* — Ces feuilles, plus ou moins épaissies, sont le siège de réserves organiques, venues des feuilles normales et destinées à alimenter un développement ultérieur.

Fig. 436. — Renoncule aquatique. — *a*, feuilles flottantes, à limbe large et lobé; *b*, feuilles submergées, laciniées ou simplement filamenteuses.

Les plus remarquables sont les deux premières feuilles de l'embryon des graines sans albumen (Pois, Chêne...), savoir, les *cotylédons ;* on y reviendra (voy. *Graine*).

Les écailles charnues qui entourent l'axe des bulbes sont aussi des feuilles nourricières.

2° *Feuilles absorbantes.* — Chez diverses plantes submergées, la feuille peut contribuer à la nutrition, en absorbant, comme les racines, l'eau et les principes salins qu'elle renferme en dissolution.

Le séjour prolongé dans le milieu aquatique entraîne parfois l'atrophie du parenchyme, au point de réduire la feuille à une touffe de longues nervures (fig. 436, *b*), qui rappellent au premier abord des racines : c'est alors une feuille absorbante. On constate une semblable différenciation dans la Renoncule aquatique, dans la Salvinie nageante (voy. *Crypt. vasc.*), etc.

Chez les plantes dites *carnivores* (voy. *Digestion*), comme le Rossolis (*Drosera*), ce sont les feuilles végétatives normales qui sont capables d'absorber des liquides; mais cette dernière fonction est toujours, chez elles, consécutive à une digestion de matières animales par une excrétion diastasigène.

3° *Feuilles protectrices.* — L'adaptation de la feuille à la

protection est particulièrement marquée dans les écailles enveloppantes des bourgeons (fig. 428, *a*) : par leur cuticule épaisse et aussi par le manque de stomates, elles préservent les feuilles intérieures des atteintes de l'eau et du froid. La matière oléo-résineuse qui enduit l'épiderme de ces écailles, chez diverses

Fig. 437. Fig. 438.

Fig. 437. — Rameau de Berbéride (Epine-vinette). — *b*, feuille réduite à une triple épine ; *a*, feuilles issues du bourgeon axillaire, avec un œcide de la Puccinie du Blé, Champignon parasite (Urédinée).

Fig. 438. — Pois cultivé. — *a*, folioles et *b*, vrilles de la feuille composée pennée ; *c*, stipules très larges ; *d*, fleur papilionacée.

espèces (Marronnier, Peuplier), ajoute encore à leur imperméabilité.

Dans les bulbes, les écailles périphériques, plus ou moins desséchées, jouent le même rôle protecteur vis-à-vis des écailles charnues sous-jacentes.

Ailleurs, la protection est assurée par la transformation de la feuille en *épine*. Dans le Berbéride (Épine-vinette), par exemple, l'épine est rameuse (fig. 437) et correspond aux nervures d'une feuille entière ; dans le Robinier Faux-Acacia, ce sont les stipules seules qui deviennent spinescentes, à la base de la feuille.

4° *Feuilles de soutien : vrilles.* — Comme la tige, la feuille peut se transformer en vrille de soutien.

Dans la Bryone, la Gesse aphaca (fig. 418), la vrille est simple et correspond à la nervure principale de la feuille ; dans la Courge, elle est rameuse. Chez le Pois (fig. 438), la Vesce et diverses autres Papilionacées, la vrille comprend un nombre impair de branches, correspondant à autant de folioles atrophiées.

Fig. 439. — Jeune plant de Tomate. — *a*, cotylédons, courtement pétiolés ; *b*, *c*, *d*, feuilles primordiales de plus en plus compliquées ; *f*, feuille adulte.

5° *Feuilles reproductrices.* — La plus remarquable des adaptations physiologiques de la feuille est la transformation de cet organe en *étamine* ou feuille mâle et en *carpelle* ou feuille femelle, c'est-à-dire en les organes essentiels de la fleur (voy. *Fleur*).

Polymorphisme ancestral. — Indépendamment des variations de forme dues à l'adaptation physiologique, on observe très souvent une complication progressive de la forme des feuilles, à partir de la base de la plante.

Chez les Dicotylédones, par exemple, les deux premières feuilles ou *cotylédons* (fig. 439, *a*) offrent toujours un contour très simple, qu'ils soient d'ailleurs pétiolés (Radis, Tomate), ou sessiles (Haricot) ; leur limbe est arrondi ou ovoïde, parfois échancré au sommet.

Bien différentes sont les feuilles végétatives, surtout dans les plantes à feuilles composées.

Considérons, par exemple, une Solanée (Morelle, Lycier, Tomate...), issue de la germination d'une graine. Les cotylédons (fig. 439, *a*) sont ovales ou lancéolés et toujours pétiolés ; les feuilles suivantes (*feuilles primordiales*, *b*, *c*, *d*)

sont de plus en plus compliquées. Dans une plantule de Morelle tubéreuse (Pomme de terre), les premières feuilles qui font suite aux cotylédons, c'est-à-dire les *feuilles primordiales*, n'en diffèrent que par un élargissement progressif, bien marqué sur la quatrième ou la cinquième feuille. La ramification du limbe commence à se montrer sur les feuilles suivantes : la septième est trifoliolée, la dixième possède cinq folioles distinctes, sessiles sur la nervure médiane. De ces feuilles primordiales de complication croissante, on passe aux *feuilles définitives*, que donne directement un tubercule.

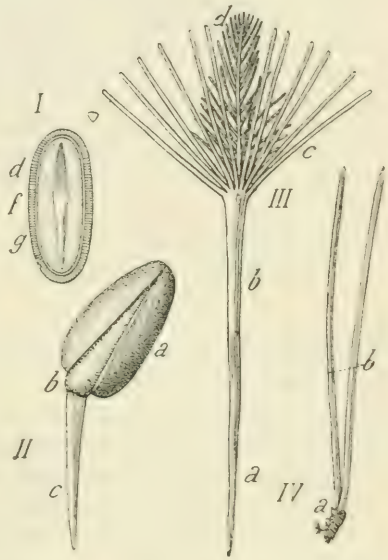


Fig. 440. — Pin pignon. — I, coupe de la graine (2 téguments, albumen, embryon axile, avec *g*, radicule, *f*, tigelle ; *d*, cotylédons au nombre de 14). — II, début de la germination ; *a*, tégument externe lignifié, fendu en deux ; *b*, tégument interne, couvrant l'albumen ; *c*, racine. — III, plantule indépendante ; *a*, racine ; *b*, hypocotyle ; *c*, cercle de cotylédons (section triangulaire) ; *d*, épicotyle avec feuilles primordiales isolées, courtes. — IV, *a*, court rameau écailleux ; *b*, feuilles géminées définitives.

De même, dans un Aralia, les feuilles inférieures n'offrent qu'un limbe simple, tandis que les feuilles typiques sont pourvues de cinq ou sept lobes.

Dans le Haricot, les cotylédons sont ovales et sessiles; les deux feuilles primordiales, d'ailleurs opposées, sont simples et pétiolées, et les feuilles définitives, composées trifoliolées et isolées.

Dans le Sapin (*Abies pectinata*), les feuilles primordiales sont verticillées et en même nombre (de 5 à 7) que les cotylédons, mais plus petites qu'eux ; au contraire, les feuilles définitives, qui naissent seulement pendant la seconde année, sont isolées.

Dans le Pin (fig. 440, III), les cotylédons, également verticillés (*c*), sont au nombre de 8 à 10 (Pin strobe) et jusqu'à 14 (Pin pignon) ; les feuilles primordiales (*d*), moins allongées, de section ovoïde et non triangulaire, sont isolées. Ce n'est que pendant la seconde année, rarement à la fin de la première, que les feuilles terminales de la plantule, ou encore celles d'une pousse d'arbre âgé (fig. 440, IV), se réduisent à de petites écailles isolées, à l'aisselle desquelles se développent de très courts rameaux latéraux. Ceux-ci portent d'abord quelques écailles protectrices (*a*), puis, selon les espèces, un groupe de 2 à 5 feuilles, qui, en s'allongeant, donnent

les feuilles en aiguilles, caractéristiques de ces plantes; ces feuilles *fasciculées*, ou feuilles normales, sont géminées dans le Pin silvestre, ternées ou géminées dans le Pin pignon (*b*), quinées dans le Pin cembre et le Pin strobe.

Les diverses formes de feuilles qui se succèdent ainsi à partir des cotylédons apparaissent comme les témoins des stades par lesquels ont passé ces organes au cours de l'évolution de la race dans le temps.

Influence de la nutrition. — De profondes modifications peuvent survenir aussi dans les formes des feuilles sous l'influence de changements de nutrition. Ainsi, il suffit d'une nourriture plus abondante pour que les feuilles primordiales simples du Haricot naissent avec plusieurs folioles, ou que les folioles des feuilles définitives se multiplient; et inversement, l'épuisement du sol peut amener à la base de la plante la production de feuilles unifoliolées, là où d'ordinaire elles sont composées.

C'est sans doute aussi à des modifications de nutrition que le Lierre doit de former des feuilles entières sur ses branches fructifères, et non des feuilles lobées comme celles des branches végétatives.

II. — STRUCTURE DE LA FEUILLE

Définition. — Comme pour la racine et la tige, nous étudierons successivement :

1° La *structure primaire* de la feuille, la seule du reste qu'offre à considérer la très grande majorité des plantes;

2° l'*origine de la structure primaire*, qui est à rechercher dans les jeunes bourgeons (p. 330);

3° la *structure secondaire*, rarement réalisée et d'ailleurs peu importante (p. 364).

1. — Structure primaire de la feuille. — La feuille consistant essentiellement en une expansion latérale d'un secteur de tige, on doit s'attendre à y trouver les mêmes régions que dans la tige elle-même; seulement la symétrie y devient *bilatérale*, et non plus axile.

Il y a lieu, en effet, de considérer dans la feuille (fig. 441) : 1° l'*épiderme* (*a*), simple prolongement de celui de la tige; 2° un *parenchyme* ou *conjonctif*, subdivisé lui-même, toutes les fois qu'un endoderme est nettement différencié, en *conjonctif cortical* ou extraendodermique (*b*), et en *conjonctif central* ou intraendodermique (*d*), le premier prolongeant l'écorce de la tige, le second le parenchyme du cylindre central; 3° les *faisceaux libéroligneux* (*fg*), épanouissement des faisceaux caulinaires (p. 278).

Quand les faisceaux sont compris sous un endoderme unique (fig. 441. II. *c*), ils forment tous ensemble, avec le

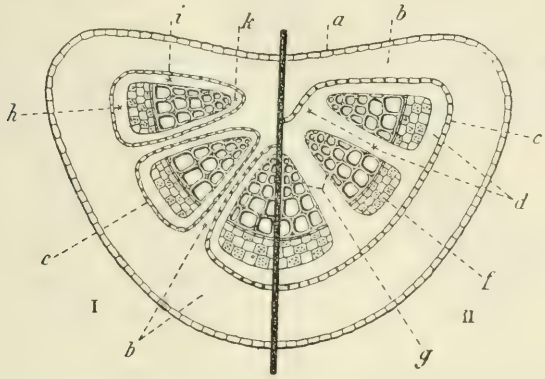


Fig. 441. — Coupe transversale schématique du pétiole. — II, pétiole monoméristélique ; *a*, épiderme ; *b*, parenchyme cortical ; *c*, endoderme général ; *d*, parenchyme de la méristèle ; *f*, faisceau libérien ; *g*, faisceau ligneux. — I, pétiole schizoméristélique ; *b*, parenchyme cortical ; *c*, endoderme propre à chaque faisceau ; *h*, *i*, *k*, parenchyme péridesmique.

parenchyme intraendodermique, une fraction de cylindre central, en un mot une *méristèle*, symétrique par rapport à un plan (symétrie *bilatérale*) : la feuille est alors dite *monoméristélique*. Quand, au contraire, les faisceaux libéroligneux sont pourvus chacun d'un endoderme propre (fig. 441. I. *c*), la feuille est dite *schizoméristélique*.

1° Pétiole. — *a*) *Epiderme.* — L'*épiderme* de la feuille (fig. 447) est formé, comme celui de la tige, de tissu cutineux et de stomates (p. 173 et 184).

b) *Faisceaux libéroligneux.* — Les *faisceaux libéroligneux* (fig. 441) tournent toujours leur portion ligneuse ou *bois* (*g*) vers le haut, plus généralement vers le dedans, et leur portion libérienne ou *liber* (*f*) vers le bas, plus généralement vers le dehors. Bois et liber sont le prolongement direct des formations caulinaires analogues (fig. 458).

Nombre des faisceaux. — Le *nombre des faisceaux pétiolaires* peut varier non seulement d'un genre à un autre, mais encore dans les diverses espèces d'un même genre (Lis, Orchis). D'une manière générale, un *nombre fixe et restreint de faisceaux* (comme aussi d'étamines et de carpelles) *apparaît comme un caractère de supériorité.*

Effectivement, c'est chez les Dicotylédones gamopétales, qui occupent le sommet de l'échelle végétale, que les *pétioles unifasciculés* sont les

plus nombreux, notamment chez les Apocynées, Rubiacées, Borragacées, Labiacées, Solanacées; par exception, diverses Composées offrent un *pétiole plurifasciculé*. L'unique faisceau pétiolaire entraîne pour le limbe la nervation pennée.

Chez les Dicotylédones dialypétales, les pétioles à un seul faisceau, beaucoup plus rares, se rencontrent chez les Légumineuses et les Rosacées arborescentes (Cytise, Amandier), contrairement aux espèces herbacées (Lotier, Potentille) des mêmes familles, qui offrent souvent trois

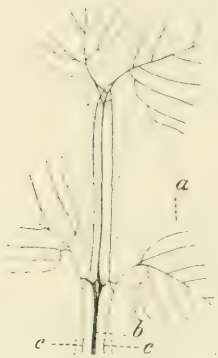


Fig. 442.

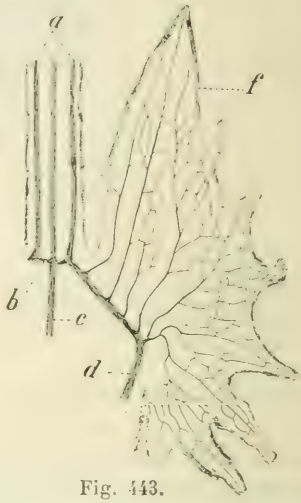


Fig. 443.

Fig. 442. — Feuille de Trèfle à quatre folioles ; *b*, *c*, les trois faisceaux pétiolaires ; *a*, folioles avec leurs nervures (gr. : 6) (Vuillemin).

Fig. 443. — *f*, stipule de Luzerne (*Medicago maculata*) : *a*, faisceaux latéraux de la feuille ; *c*, faisceau médian ; *b*, anastomose ; *d*, arcade d'où partent les faisceaux stipulaires (gr. : 7) (Vuillemin).

faisceaux (fig. 442 et 443). Les nombreux faisceaux deviennent la règle chez les Ombellifères et les Renonculacées (fig. 446), plantes subordonnées aux précédentes dans le système de la classification.

Chez les Monocotylédones, il n'existe *pas de pétioles unifasciculés*, sauf dans certaines espèces aquatiques (Naïadées), à méristèle dégradée, souvent dépourvue de vaisseaux. Les Alismacées présentent souvent trois faisceaux, l'Asphodèle cinq, divers Orchis (O. tacheté) sept, le Lis Martagon onze, enfin l'Aloès (fig. 459, II), les Graminées et les Palmiers (fig. 445), un grand nombre.

Ajoutons que les faisceaux peuvent être distincts tout à fait à la base du pétiole et ne confluer en un seul qu'un peu plus loin (Rosacées, Caprifoliacées), ou même seulement à l'extrémité du pétiole.

Les faisceaux des pétioles plurifasciculés, au lieu d'être étalés en lame, comme ceux du limbe, se disposent le plus souvent en *arc de cercle*, surtout net vers la région médiane

de l'organe (fig. 441). Le faisceau le plus développé est d'ordinaire médian, et son plan de symétrie coïncide avec celui du pétiole entier; de part et d'autre, les faisceaux, en même nombre, vont en diminuant.

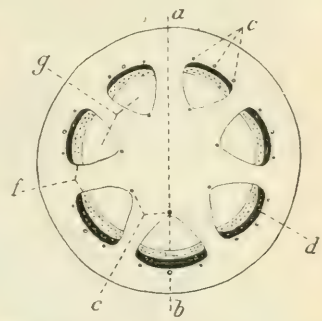


Fig. 444. — Coupe transversale schématique du pétiole du Lierre, à 7 faisceaux libéroligneux, presque égaux. — *ab*, plan de symétrie ; *c*, *c*, canaux sécréteurs, contre le sclérenchyme et à la pointe du bois ; *d*, sclérenchyme ; *f*, liber ; *g*, bois.

Quand les faisceaux sont nombreux, l'arc qu'ils constituent sur la section peut rejoindre ses bords, de manière à former un anneau libéroligneux plus ou moins serré (fig. 444), qui subdivise le parenchyme en deux portions, l'une intrafasciculaire, l'autre extrafasciculaire ; et comme les faisceaux ligneux regardent toujours le centre du pétiole, il en résulte que ceux du haut ont leur bois opposé à celui des faisceaux les plus inférieurs. Dans ce cas, la symétrie bilatérale peut devenir difficile à reconnaître, surtout quand les faisceaux supérieurs sont à peu près de même taille que les inférieurs (Lierre).

Dans les feuilles de grande dimension (diverses Ombellifères, Palmiers, Liliacées), il n'est pas rare que les faisceaux forment, sur la coupe, plusieurs arcs ou cercles concentriques (fig. 445), ce qui complique encore la structure.

c) Parenchyme pétiolaire. — Le *parenchyme* du pétiole (fig. 441, *b*, *d*) est homogène et composé de cellules à peu près arrondies, séparées les unes des autres par des méats aérifères et pourvues de corps chlorophylliens.

Quand les faisceaux sont assemblés en arc ou en anneau serré (Solanées...), l'endoderme est d'ordinaire général, et il y a *monoméristélie* (fig. 441, II, *c*). Le parenchyme (*d*) se décompose alors en *moelle*, portion centrale, intérieure aux faisceaux ligneux ; en *rayons* ou parenchyme interfasciculaire : en *péricycle*, compris entre les faisceaux libériens et l'endoderme ; puis vient l'*écorce* (*b*), entre l'endoderme et l'épiderme.

Quand, au contraire, les faisceaux sont largement séparés les uns des autres (Ombellifères...), chaque faisceau est pourvu d'une gaine endodermique propre, et il y a *schizoméristélie* (fig. 441, I). Dans ce cas, le parenchyme qui sépare le faisceau libéroligneux de son endoderme particulier corres-

pond, en dehors du liber, au péricycle (*h*), en dedans du bois (*k*), à la moelle, et sur les côtés (*i*), aux rayons médullaires. On a donné le nom de *péridesme* à cette gaine parenchymateuse hétérogène du faisceau.

Stéréome. — Comme la tige, le pétiole et la gaine peuvent *sclérifier* leur parenchyme. Le *sclérenchyme* constitue le plus souvent des cordons ou des gaines de soutien, juxtaposés aux

Fig. 445.

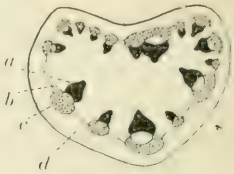


Fig. 446.

Fig. 445. — Coupe transversale de la base d'une feuille de Phœnix, montrant les nombreux faisceaux libéroligneux, entourés chacun d'une gaine de sclérenchyme (grand. nat.).

Fig. 446. — Coupe transversale du pétiole de *Clematis recta*. — *a*, faisceau ligneux ; *b*, faisceau libérien (en blanc) ; *c*, faisceau de sclérenchyme péricyclique ; *d*, parenchyme cortical, avec endoderme général.

faisceaux (fig. 446, *c*), notamment dans les grandes feuilles de Palmiers, Graminées, Ombellifères, etc. ; les fibres sont parfois employées comme textiles (Alfa, p. 212).

On rencontre fréquemment aussi du *collenchyme* (fig. 221) en cordons ou en lames sous-épidermiques.

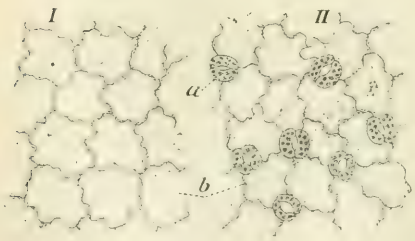


Fig. 447. — I, épiderme supérieur. — II, épiderme inférieur de la feuille du Lierre (de face). — *a*, stomates ; *b*, cellules épidermiques à contour sinueux (gr. : 200).

Remarquons que ces tissus de soutien de la feuille ne sont pas nécessairement des prolongements de ceux de la tige ; ils peuvent exister dans l'un des membres et manquer dans l'autre.

2° Limbe. — *a*) **Epiderme.** — En coupe transversale, les cellules épidermiques du limbe (fig. 454, *a*) offrent une forme à peu près rectangulaire, sauf les cellules stomatiques (fig. 448, *b*), plutôt ovoïdes et d'ailleurs plus riches en chlorophylle. La cuticule y est très développée et incrustée de silice (Graminées), de cire (divers Palmiers), etc. (p. 30).

En observant un lambeau d'épiderme de face, on voit que, dans les feuilles allongées en rubans (Blé, Lis, fig. 449), les cellules épidermiques sont allongées aussi parallèlement à l'axe de l'organe ; les stomates, notablement plus petits, forment des séries longitudinales régulières, et leurs ostioles sont dirigées dans le même sens.

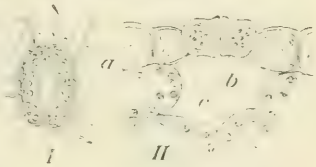


Fig. 448. — I, stomate de Thym, de face ; *a*, cellules épidermiques. — II, *b*, cellules stomatiques et chambre sous-stomatique ; *c*, parenchyme vert (gr. : 300 Strasburger).

Quand le limbe est relativement court et large (Peuplier, Pélargone), l'ostiole des stomates est orientée d'une manière quelconque (fig. 447, *a*) et le contour des cellules épidermiques (*b*) est polygonal ou sinueux : cette dernière forme est fréquente chez les plantes qui végètent à l'ombre humide (Fougères).

Ordinairement simple, l'*épiderme* de la feuille *se cloisonne* de bonne heure, tangentiellement, chez un petit nombre de plantes, comme le Figuier (*Ficus elastica*, fig. 47 à 50), le Laurier-Rose (fig. 226), de manière à offrir en définitive deux ou un plus grand nombre d'assises : les assises surnuméraires ainsi constituées, ordinairement incolores, servent alors à la plante de réservoir d'eau (*Parenchyme aquifère*, p. 173).

Dans les plantes terrestres, l'épiderme inférieur de la feuille renferme d'ordinaire seul de la chlorophylle, parce que la lumière solaire directe détruit plus ou moins complètement le pigment vert sur la face opposée. Au contraire, les deux lames de l'épiderme sont l'une et l'autre colorées en vert dans les plantes des stations ombragées, ainsi que dans les plantes aquatiques (Elodée, Potamot, Nénuphar) ; même, chez ces dernières, on rencontre parfois plus de chlorophylle dans l'épiderme que dans le parenchyme sous-jacent, cas réalisé notamment dans diverses plantes marines (Zostère, Posidonie...).

Stomates aérifères. — Les stomates proprement dits, qui assurent les échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère, sont particulièrement nombreux dans les feuilles coriaces, surtout dans celles des plantes arborescentes ; il n'est pas rare d'y en rencontrer plusieurs centaines par millimètre carré.

La feuille de l'Olivier en offre plus de 600 par millimètre carré, soit environ un million par feuille ; celle du Chou, plus de 700, soit plusieurs millions par feuille.

Les stomates manquent au niveau des nervures (fig. 462). Sur le reste du limbe, ils sont répartis de façon très variable, selon les plantes.

Dans les arbres à feuilles résistantes (Chêne, Bouleau), ils se trouvent localisés exclusivement à la face inférieure de la feuille ; dans les plantes herbacées, au contraire, les deux faces en présentent, mais avec prédominance sur la face inférieure. Ainsi la feuille de Bourrache porte 300 stomates par millimètre carré sur la face inférieure et 160 sur l'autre ; celle du Marronnier, 180 à la face inférieure, l'autre en manquant entièrement.

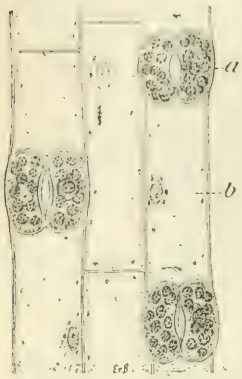


Fig. 449. — Épiderme de feuille de Blé, de face. — *a*, stomate ; *b*, cellule épidermique (gr. : 300).

Il arrive pourtant que le nombre des stomates soit sensiblement le même sur les deux faces, et parfois même qu'il prédomine sur la face supérieure. Ainsi, il y a égalité, ou à peu près, pour l'Œillet, le Yucca.

Il en est encore de même pour les feuilles verticales (Laitue, Graminées, Eucalypte). Une feuille horizontale d'Eucalypte, par exemple, porte ses stomates en prédominance à la face inférieure ; une feuille verticale (fig. 626) en offre à peu près le même nombre sur les deux faces.

La *répartition des stomates* du limbe est étroitement liée, on va le voir, à la *structure du parenchyme sous-jacent ;* plus ce dernier s'uniformise sur les deux faces de la feuille (fig. 456), plus le nombre des stomates des deux épidermes tend à s'égaliser.

Quand le parenchyme est dépourvu de méats (*parenchyme palissadique*, fig. 454, *b*), les stomates manquent dans l'épiderme correspondant : ces mêmes organites sont au contraire nombreux en face d'un parenchyme lacuneux, parce que ce dernier est approprié, par ses lacunes mêmes, à une transpiration active, et que les stomates assurent précisément le plein exercice de la transpiration.

Influence du milieu aquatique. — Dans les plantes aquatiques à *feuilles submergées*, les *stomates manquent* (Monocotylédones marines : Zostère, Cymodocée), ou tout au moins sont rares (fig. 451, *c*). Dans les *feuilles nageantes* (Nénuphar, Hydrocharide), la *face supérieure seule en présente :* car, là seulement, ils peuvent remplir leur fonction.

L'influence du milieu aquatique sur le nombre des stomates est parfois si nette qu'il suffit de submerger une pousse aérienne de plante aquatique (Myriophylle, Stratiote) pour constater que les feuilles nouvellement développées dans l'eau sont entièrement privées de ces organites.

Inversement, quand une feuille submergée et non stomatifère de Stratiote

arrive, pendant sa croissance, au voisinage de la surface et pénètre dans l'atmosphère, la portion aérienne différencie des stomates.

Par contre, une feuille nageante de Nénuphar, qui vient à s'élever dans l'air au cours de son développement, ne produit pas de stomates à sa face inférieure, ce qui témoigne d'une adaptation complète de l'organe à la vie nageante.

Stomates aquifères. — Ces stomates, qui donnent issue à des gouttelettes liquides, sont localisés en petit nombre sur le bord des feuilles (fig. 232) ; ils ont été antérieurement décrits (p. 188).

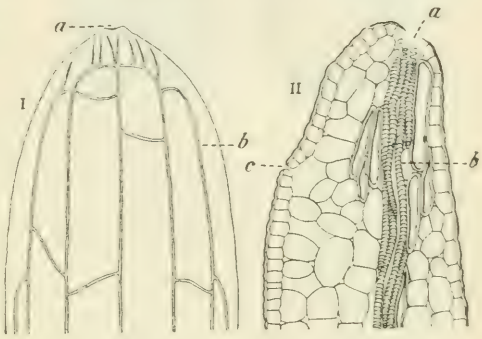


Fig. 450. Fig. 451.

Fig. 450. — Extrémité d'une feuille de Zostère (*Zostera marina*). — *b*, nervures, anastomosées près du sommet ; *a*, orifice en communication avec la nervure médiane (gr. : 4).

Fig. 451. — Coupe longitudinale du sommet d'une feuille de Potamot (*Potamogeton densus*). — *a*, orifice, né par destruction de cellules ; *b*, vaisseaux de la nervure médiane ; *b*, stomate (gr. : 180) (Sauvageau).

Pores aquifères. — Dans certaines plantes aquatiques submergées, comme les Potamots et les Zostères, dépourvues, ou à peu près, de stomates, dans quelques Butomées (Hydrocléide), l'extrémité de la feuille est creusée d'un petit orifice (fig. 450, *a*), d'environ 1 millimètre dans l'Hydrocléide, dû à la destruction de quelques cellules épidermiques, et qui joue le rôle de stomate aquifère ; la nervure médiane de la feuille (fig. 451, *b*) vient y aboutir et communique ainsi directement avec le milieu ambiant.

Ce pore aquifère manque dans des genres voisins des précédents (Posidonie, Cymodocée).

Une fissure aquifère analogue, née par déchirure de l'épiderme, se rencontre au sommet de la feuille du Blé et d'autres Graminées (fig. 233).

b) **Parenchyme du limbe.** — Le parenchyme vert, interposé aux deux lames épidermiques du limbe, est, par excellence, le tissu assimilateur de la plante.

Il répond à deux dispositions principales.

Chez les Dicotylédones en général, notamment les arbres, et chez quelques Monocotylédones (Palmiers), il est différencié (fig. 454), en haut en *parenchyme palissadique* (*b*), en bas en *parenchyme lacuneux* (*d*), ce qui le fait qualifier de parenchyme *hétérogène* ou *bifacial*.

Dans la majorité des Monocotylédones (Graminées, Iridées), dans diverses Dicotylédones (plantes grasses) et Gymnospermes (Pin), le parenchyme est arrondi ou polyédrique, avec méats, sur les deux faces de la feuille (fig. 457); il est alors dit *homogène* ou *centrique*.

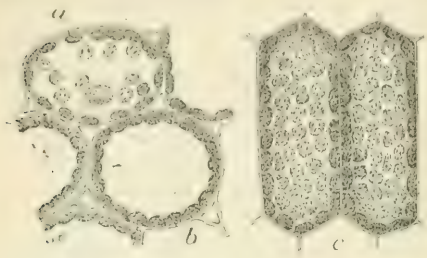


Fig. 452. Fig. 453.

Fig. 452. — Parenchyme lacuneux d'une feuille. — *a*, chloroleucites dans la couche protoplasmique ; d'autres se voient sur le fond de la cellule ; *b*, chloroleucites incomplètement séparés.

Fig. 453. — Cellules palissadiques de la feuille avec chloroleucites dans la couche protoplasmique pariétale (ceux du pourtour, de profil ; ceux du milieu, de face) (gr. : 500).

Entre ces deux types de structure bien tranchés, prennent d'ailleurs place divers autres intermédiaires (fig. 456).

Structure bifaciale. — Le *parenchyme palissadique* (fig. 454, *b*) est formé de cellules prismatiques ou cylindriques, allongées normalement à la surface de la feuille et étroitement appliquées les unes contre les autres, conséquemment à méats peu développés ou nuls. Ce développement en profondeur, et non en surface, a pour but de préserver le contenu cellulaire de l'action trop vive de la radiation solaire directe, ainsi que de la transpiration trop intense qu'elle provoque.

Les corps chlorophylliens, qui tapissent le protoplasme pariétal, y sont parfois tellement nombreux qu'ils deviennent polyédriques par pression réciproque (fig. 453).

Le plus ordinairement, le tissu palissadique se réduit à deux ou trois assises, parfois même à une seule. Ce nombre d'assises peut d'ailleurs varier dans les espèces d'un même genre : ainsi, le *Pelargonium inquinans* a trois assises palissadiques nettes, tandis que le *P. citriodora* n'en renferme qu'une.

Quand les cellules palissadiques sont nettement allongées (Chêne), *l'épiderme supérieur manque de stomates :* la transpiration par cette face de la feuille se trouve ainsi réduite au minimum. Par exception, chez les plantes à feuilles nageantes (Nénuphar), l'épiderme supérieur, qui est seul à posséder et d'ailleurs à pouvoir utiliser des stomates, confine directement au tissu palissadique.

Dans le *parenchyme lacuneux* (fig. 454, *d*), les cellules sont irrégulièrement unies les unes aux autres et laissent entre elles des méats ou de véritables lacunes, dans lesquelles circule l'atmosphère interne de la feuille : ce réseau de lacunes communique avec le dehors par l'ostiole des stomates.

La différence de densité des deux zones du parenchyme de la feuille entraîne la différence de teinte des deux faces du

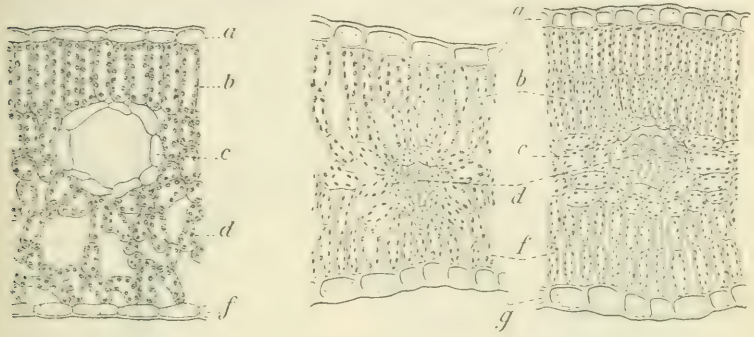


Fig. 454. Fig. 455. Fig. 456.

Fig. 454. — Coupe transversale de feuille d'Hypericum (*H. calycinum*). — *a*, *f*, épiderme ; *b*, *d*, parenchyme palissadique et parenchyme lacuneux ; *c*, cellules sécrétrices unisériées, et aplaties de la poche à essence (gr. : 100).

Fig. 455. — Coupe transversale du limbe de la feuille de *Solidago rigida*. — *a*, *g*, épiderme supérieur et inférieur; *b*, *f*, double parenchyme palissadique à lacunes ; *d*, méristèle (gr. : 200) (Heinricher).

Fig. 456. — Feuille de *Chelone Torreyi*. — *b*, parenchyme palissadique supérieur serré ; *f*, parenchyme palissadique inférieur à lacunes ; *c*, parenchyme lacuneux arrondi médian (gr. : 200) (Heinricher).

membre : tandis que la face supérieure est d'un vert foncé, l'inférieure reste plus pâle, même blanchâtre, à cause de l'air inclus dans les lacunes (Tilleul argenté...)

Parfois le parenchyme est plus ou moins nettement palissadique et méatique sur les deux faces, avec interposition seulement de quelques assises de parenchyme arrondi (*Dianthus caryophyllus*, fig. 456).

Plus rarement, tout le parenchyme du limbe est palissadique avec lacunes (fig. 455).

Structure centrique. — Ici, le parenchyme vert est à peu près semblable en tous ses points et composé d'éléments arrondis ou polyédriques (Iris, Jacinthe), qui laissent entre eux, soit de simples méats, soit de véritables lacunes (plantes aquatiques, fig. 457) ; il peut en être de même de la nervure médiane des feuilles bifaciales (fig. 462). Les corps chloro-

phylliens sont d'ordinaire plus nombreux dans les assises qui avoisinent les deux épidermes que dans les assises profondes.

Le *parenchyme lacuneux étant approprié à une transpiration active*, contrairement au tissu palissadique, on ne doit pas s'étonner de rencontrer ici des *stomates à la fois sur les deux faces de l'épiderme*.

Dans quelques Monocotylédones, notamment dans certaines espèces à feuilles épaisses et charnues (Aloès, fig. 351, Agave),

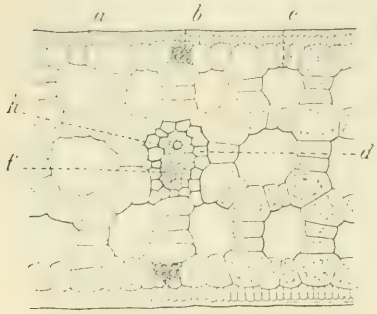


Fig. 457.

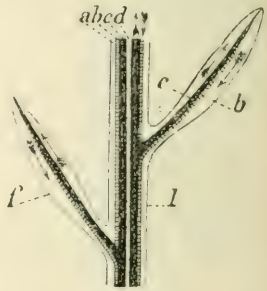


Fig. 458.

Fig. 457. — Portion de coupe transversale du limbe d'une feuille de Cymodocée (*C. æquorea*). — *a*, épiderme, à cellules étroites; *b*, cordons de sclérenchyme (fibres) ; *c*, canaux aérifères ; *d*, endoderme ; *f*, faisceau libérien ; *h*, lacune vasculaire, bordée de cellules péricycliques (gr. : 100) (Sauvageau).

Fig. 458. — Coupe longitudinale schématique de la tige feuillée. — *a*, épiderme et écorce ; *b*, péricycle et liber ; *c*, bois (en noir ; *d*, moelle. A droite, *bc*, faisceau libéroligneux de la feuille ; *l*, entrenœud ; *f*, feuille. (Les flèches indiquent le sens des courants séveux.)

la portion centrale du parenchyme, qui renferme les faisceaux (fig. 459, II), est incolore, gorgée d'un suc épais, tandis que la portion périphérique seule (II, *b*) est verte et par suite assimilatrice.

La feuille du Pin offre une disposition du même genre.

Exoderme. — Comme la tige, la feuille peut différencier une ou plusieurs assises superficielles de son parenchyme en un *exoderme*, ordinairement fibreux : dans divers Sapins, l'exoderme est continu; dans d'autres, il est localisé (fig. 466, I, II, *c*) ; dans les Iris, l'Aloès (fig. 459, II, *a*), il est limité aux bords de la feuille, où il forme une bande scléreuse.

c) **Faisceaux.** — Les faisceaux libéroligneux (fig. 459, III, *fc* et 462, *df*) forment, avec le parenchyme qui leur correspond supérieurement et inférieurement, les nervures de la feuille. Ils sont d'ordinaire pourvus chacun d'un endoderme

propre, dont ils sont séparés par un manchon de parenchyme, nommé *péridesme*. Ce sont les cellules péridesmiques (fig. 459, III, *b*) qui, dans l'Aloès, sécrètent la résine caractéristique de cette plante.

Faisceau et gaine péridesmique forment ensemble une *méristèle* (p. 319).

Comme dans le pétiole, le faisceau ligneux occupe le côté supérieur (fig. 462, *d* et fig. 458, *c*) ; fréquemment il est renforcé, ainsi que le faisceau libérien sous-jacent, d'une bande longitudinale de sclérenchyme, notamment dans les grandes feuilles de Monocotylédones Palmiers, Carex, fig. 273, *c*) ; parfois même la gaine sclérenchymateuse de soutien enveloppe entièrement les faisceaux libéroligneux.

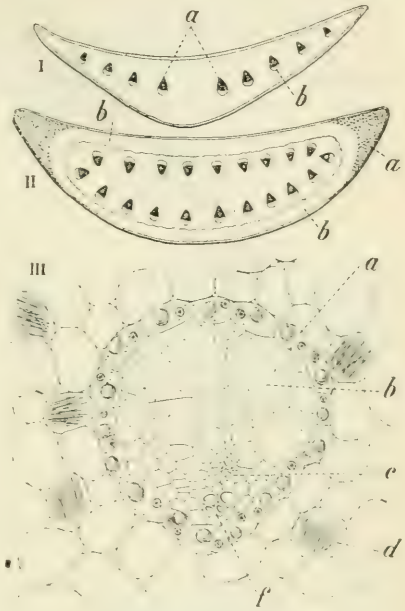


Fig. 459 à 461. — I, coupe transversale de la base de la feuille d'Aloès (*Aloe vulgaris*) ; *a*, arc de faisceaux libéroligneux, à endoderme propre, normalement orientés (bois en noir), de la partie inférieure de la surface d'insertion de la feuille (les faisceaux supérieurs inverses de II n'ont pas été représentés). — II, coupe de la même feuille, montrant l'anneau de faisceaux ; en bas, faisceaux normaux de la figure précédente ; en haut, faisceaux inverses, qui, en sortant de la tige, ont peu à peu tourné sur eux-mêmes ; *a*, bandes marginales de sclérenchyme ; *b*, couche annulaire de parenchyme vert ; plus intérieurement, parenchyme incolore à grosses cellules. — III, coupe d'une méristèle : *a*, endoderme avec noyau et vésicule tannifère ; *b*, larges cellules péridesmiques, sécrétant l'*aloès* ; *c*, faisceau libérien ; *f*, faisceau ligneux ; *d*, cellules à raphides d'oxalate de calcium (Macqret).

Dans les feuilles *parallélinerves*, les faisceaux, qui cheminent côte à côte tout le long du membre sont simplement raccordés les uns aux autres par de *courtes anastomoses transverses*. Dans les feuilles *pennées et palmées*, au contraire, les nervures se ramifient successivement en un *réseau* à mailles de plus en plus fines (fig. 465, I), et c'est des parois des mailles les plus étroites que partent les ramuscules ultimes, qui se terminent librement entre les éléments adjacents du parenchyme vert (fig. 465, II).

Terminaison des faisceaux. — Dans ces ramuscules terminaux (fig. 463, I, *a*), ainsi que dans les mailles d'où ils procèdent, la portion libérienne du faisceau peut avoir entièrement disparu ; seuls, quelques vaisseaux spiralés, annelés ou rayés, parfois même un vaisseau unique (fig. 463, II), subsistent. Les vaisseaux de ce cordonnet ligneux sont toujours fermés, et leurs cellules sont d'autant plus courtes qu'on s'approche davantage de la terminaison des nervures ; la dernière cellule vasculaire se trouve ordinairement appliquée contre une cellule de parenchyme.

Fig. 462.

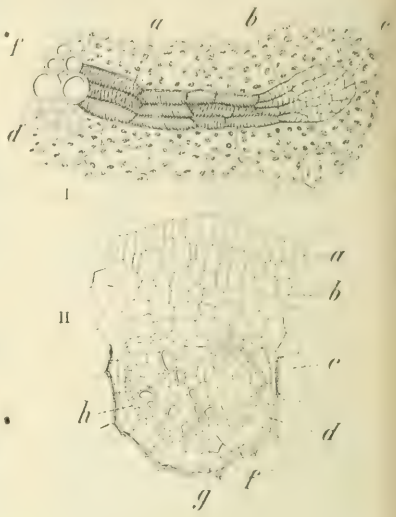


Fig. 463 et 464.

Fig. 462. — Coupe transversale de la nervure médiane de la feuille du Troène (*Ligustrum vulgare*). — *a*, épiderme ; *b*, début du parenchyme palissadique ; *c*, endoderme (ombré) de la méristèle ; *d*, faisceau ligneux, à vaisseaux sériés ; *f*, faisceau libérien ; *g*, parenchyme lacuneux ; *h*, épiderme inférieur, sans stomates en face de la nervure (Dufour).

Fig. 463 et 464. — I, *c*, terminaison en massue de la nervure *a*, détachée de *f* et formée simplement d'un groupe de vaisseaux ; *b*, parenchyme chlorophyllien ; *d*, faisceau libérien ; *f*, faisceau ligneux (gr. : 250). — II, coupe transversale de terminaison de stèle dans la feuille du Polypode (*P. lucidum*, Fougère), *a*, épiderme ; *b*, parenchyme cortical ; *c*, gaîne de la stèle, épaissie intérieurement ; *d*, endoderme ; *f*, parenchyme stélique ; *g*, faisceaux ligneux ; *h*, tubes criblés du liber (gr. : 180) (Poirault).

Parfois cependant, la terminaison de la nervure est renflée (fig. 463, I, *c*), par suite d'une multiplication des cellules vasculaires à ce niveau.

Indépendamment de ces terminaisons normales, on doit remarquer que les stomates aquifères reçoivent chacun une petite nervure (fig. 232, *g*), sous forme d'un fascicule de vaisseaux, qui aboutit à une chambre sous-stomatique plus ou moins marquée (fig. 234, *c*), dans un massif de cellules spéciales, ordinairement incolores, nommé *épithème*.

Variation de structure des feuilles d'une même plante. — On sait déjà que les feuilles successives d'une seule et même plante se décom-

posent en *cotylédons, feuilles primordiales* et *feuilles définitives* (p. 314).

Fig. 465. — I, fragment d'une foliole de feuille de Psoralée (*Psoralea bituminosa*), montrant le réseau des nervures et la terminaison de ces dernières dans les mailles. — II, portion de cette feuille plus grossie ; *a*, chloroleucites du parenchyme ; *b*, terminaison d'une nervure, réduite à trois, finalement à un seul vaisseau annelé (De Bary).

Distinctes par leur arrangement phyllotaxique, ces feuilles le sont en

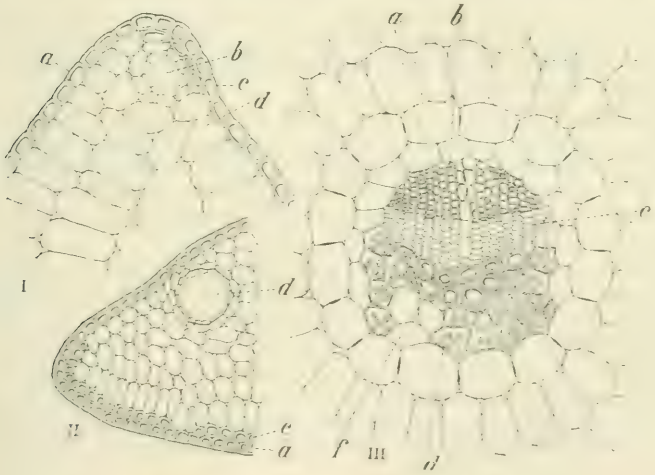


Fig. 466. Fig. 467.

Fig. 466. — I, section transversale du bord d'une feuille primordiale de Sapin (*Abies pectinata*) ; *a*, épiderme ; *b*, canal sécréteur ; *c*, exoderme scléreux peu développé ; *d*, parenchyme lacuneux ; plus à gauche, parenchyme palissadique. — II, section transversale d'une feuille définitive ; *d*, canal sécréteur ; *c*, exoderme scléreux (face inférieure) ; au-dessus une assise de cellules palissadiques (Daguillon).

Fig. 467. — Coupe transversale de la nervure d'une feuille adulte de Cèdre (*Cedrus deodara*). — *a*, endoderme ; *b*, faisceau ligneux ; *c*, faisceau libérien ; *d*, tissu aréolé de transfusion ; *f*, fibres (Daguillon).

outre par leur structure, laquelle est marquée d'ordinaire par une *différenciation croissante*, à partir des cotylédons.

Chez de nombreuses Conifères, par exemple, les feuilles définitives pré-

sentent une ou plusieurs assises de sclérenchyme sous-épidermique (fig. 466, II), qui manque aux feuilles primordiales (I), sauf toutefois dans le Cèdre, etc., où ce tissu de soutien existe même dans les cotylédons. Le sclérenchyme péridesmique de la nervure axile (fig. 467, *f* est aussi plus marqué dans les feuilles définitives, et le nombre des vaisseaux et des tubes criblés plus considérable.

Dans la feuille définitive de l'Araucarier, du Cyprès, etc., deux bandes de tissu vasculaire aréolé (*tissu de transfusion*) partent des flancs du faisceau (fig. 467, III, *d*) et rejoignent latéralement l'endoderme; or, elles manquent ou sont moins développées dans les cotylédons et les feuilles primordiales.

Dans le Sapin et le Pin, la méristèle est simple dans les feuilles primordiales, tandis qu'elle se dédouble dans la feuille définitive.

Dans le genre Cryptomérie (Conifère), les cotylédons offrent deux canaux sécréteurs latéraux (fig. 466, I. *b*); les feuilles primordiales en présentent un troisième, sous la méristèle; enfin les feuilles définitives ne possèdent que ce dernier canal. Le Thuya, le Cyprès, le Génévrier, l'Epicea, etc., manquent de canaux sécréteurs cotylédonaires.

Feuilles sans méristèles. — Chez les plantes vasculaires, la structure de la feuille peut exceptionnellement se simplifier au point de ne consister qu'en un *parenchyme, sans éléments vasculaires différenciés*. C'est ce qui a lieu dans les feuilles florales de nombreuses Loranthinées (Phanérogames inovulées).

Dans le genre Gaiadendre, par exemple, où le calice est gamosépale, et tantôt dentelé, tantôt uni, certaines espèces sont pourvues de méristèles dans leurs sépales, tandis que d'autres (G. ponctué) en manquent; en sorte que, sans les espèces où le calice est vascularisé, on pourrait croire que les autres sont asépales, surtout quand le bord de la coupe calicinale reste uni.

Ailleurs, ce sont d'autres organes floraux qui sont dépourvus de méristèles, par exemple les carpelles dans les genres *Arceuthobium* et Balanophore; l'anthère, dans certains *Viscum* (Gui).

Lorsque les feuilles florales ainsi réduites à un parenchyme sont concrescentes avec celles des verticilles adjacents, il devient difficile, dans le complexe que ces verticilles forment tous ensemble, de définir leur nombre d'après le seul examen anatomique, contrairement au cas où notamment le nombre et la disposition des méristèles permettent d'analyser les ovaires infères (voy. *Fleur*).

2. — Origine de la structure primaire de la feuille. — L'ébauche première d'une feuille à l'intérieur d'un bourgeon consiste en un petit mamelon latéral (fig. 468, II, *a*), de nature purement cellulaire, issu le plus ordinairement, chez les Phanérogames, du cloisonnement d'un petit *groupe de cellules épidermiques et de cellules corticales*.

Les faisceaux libéroligneux s'y différencient plus ou moins tôt, selon les plantes, et leur continuité avec ceux du cylindre central s'établit, tantôt au nœud même, tantôt à un nœud plus inférieur.

Quand la feuille renferme plusieurs faisceaux, ceux-ci se continuent parfois isolément avec les faisceaux correspondants de la tige ; mais ils peuvent aussi s'anastomoser entre eux, dans l'écorce, en une sorte de réseau d'insertion, comparable au réseau radicifère des racines latérales (p. 293).

On ignore encore si les premières ébauches des faisceaux de la feuille sont indépendantes des faisceaux de la tige — auquel cas elles s'y raccorderaient ultérieurement par une

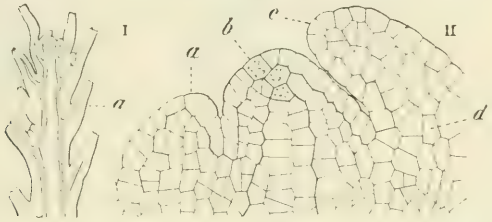


Fig. 468. — I, rameau de Tsuge (*Tsuga canadensis*) ; *a*, feuilles (gr. : 10). — II, coupe du sommet de ce rameau ; *a*, *c*, jeunes feuilles ; *b*, sommet de la tige (on a ombré les trois initiales) ; *d*, base de la feuille *c* (gr. : 200) (Koch).

différenciation vasculaire du parenchyme intermédiaire. — ou bien si elles procèdent d'un simple prolongement des faisceaux de la tige, comme le mamelon originel de méristème foliaire prolonge lui-même l'épiderme et l'écorce.

Pour ce qui est des canaux sécréteurs, on sait qu'ils peuvent naître, dans la jeune feuille, sans se continuer, dès ce moment précoce, avec ceux de la tige. Dans le Sapin, par exemple, les deux canaux oléo-résineux de la feuille sont tout d'abord indépendants, et ils ne se raccordent avec ceux de l'écorce de la tige, par voie d'anastomose latérale, que dans les feuilles placées à une certaine distance du sommet des rameaux.

Foyers de croissance : cellules initiales. — Pendant une première période, ordinairement courte, la jeune feuille non encore différenciée ne s'accroît que par le cloisonnement de ses cellules terminales ; puis, bien avant l'épanouissement du bourgeon, le foyer de croissance définitif se localise, soit vers la base de la feuille, soit vers son extrémité libre, soit enfin, mais plus rarement, dans une zone intermédiaire.

a) Lorsque la bande transverse de cellules initiales, d'où naît le méristème et par suite la structure primaire, est localisée à la base de la feuille, la croissance est dite *basipète* : la feuille

s'organise alors du sommet à la base, comme dans de nom-

Fig. 469.

Fig. 470.

Fig. 469. — Feuille de Houblon. — *a*, stipules, et amorce d'un rameau florifère; *b*, limbe pétiolé.

Fig. 470. — Feuille de la Violette tricolore (Pensée sauvage). — *a*, stipules, grandes et divisées ; *b*, limbe pétiolé.

breuses Monocotylédones (Blé, Lis, Iris) et diverses Dicotylédones (Chêne, Vigne, Marronnier, Artichaut).

b Quand le foyer végétatif reste localisé au sommet, comme

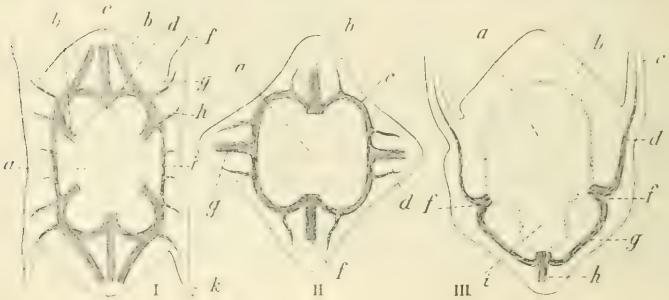


Fig. 471 à 473. — Origine des stipules. — I, section transversale d'un nœud de Houblon ; *a*, cylindre central de la tige ; *b*, *b*, faisceaux latéraux et *c*, faisceau médian de la feuille ; *d*, anastomose ; *f*, stipules ; *g*, *h*, faisceaux stipulaires ; *i*, anastomose entre les faisceaux *b*. — II, Gaillet croisette (*Galium cruciata*) ; *a*, cylindre central ; *b*, *f*, faisceaux des deux feuilles opposées ; *c*, ceinture anastomotique ; *d*, *g*, faisceaux des deux stipules. — III, Violette tricolore ; *a*, cylindre central ; *b*, écorce ; *c*, stipules ; *d*, faisceau; stipulaire, né de *fg*, faisceau foliaire latéral ; *h*, faisceau foliaire médian *i*, rameau axillaire (Colomb).

dans la tige, la croissance est dite *basifuge*, par exemple dans le Robinier Faux-Acacia, dans diverses Ombellifères : la feuille s'organise alors de la base au sommet.

Dans le Robinier, par exemple (fig. 414), ce sont les folioles de la base qui se constituent les premières sur le pétiole principal, puis successivement toutes les autres : la feuille est basifuge. Dans le Rosier, au contraire, c'est la foliole terminale qui apparaît en premier lieu : la feuille est basipète.

Le *limbe* de la feuille se différencie toujours *en premier lieu;* après quoi, c'est d'ordinaire la gaine qui apparaît, avec les stipules, parfois cependant d'abord le pétiole.

Les stipules, une fois ébauchées, s'accroissent très vite et acquièrent déjà à l'intérieur du bourgeon tout leur développement; elles sont alors parfois plus longues que le limbe (Hêtre, Orme), et par suite protègent efficacement ce dernier.

Feuilles des Cryptogames vasculaires. — Chez les Fougères, les feuilles naissent chacune du cloisonnement d'un des segments latéraux, issus de la cellule mère tétraédrique de la tige, dans le voisinage immédiat du sommet.

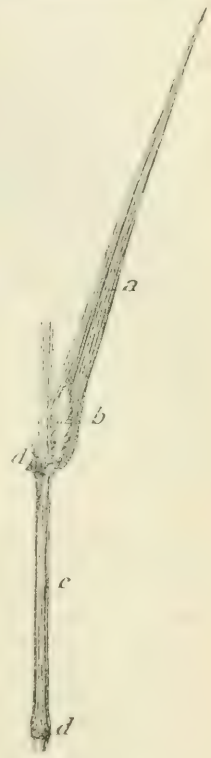


Fig. 474. — Feuille d'Avoine (*Avena pratensis*). — *a*, limbe : *b*, ligule ; *d*, nœud ; *c*, gaine, entourant l'entrenœud.

Origine des faisceaux des stipules. — En règle générale, les faisceaux stipulaires proviennent exclusivement de *ramifications des faisceaux de la feuille correspondante.* Les stipules apparaissent par là comme des appendices de la feuille.

1° Dans la Violette (*V. tricolor*), par exemple, où la feuille est accompagnée de deux larges stipules foliacées (fig. 470, *a*), le cylindre central de la tige donne à chaque feuille trois faiceaux (fig. 471, III), l'un médian *h*, qui y pénètre directement, les deux autres latéraux *f*, qui se bifurquent, dès après leur sortie du cylindre central. Tandis que l'une des branches (*g*) de chaque bifurcation va rejoindre le faisceau médian, l'autre constitue l'unique faisceau stipulaire (*d*).

2° Dans le Houblon (fig. 469), les feuilles sont opposées, et les stipules connées deux à deux latéralement. Chaque feuille reçoit trois faisceaux (fig. 471, I, *he*), unis entre eux à la base par une anastomose (*d*). Les deux faisceaux latéraux donnent chacun deux ramifications stipulaires (*g*, *h*); mais il s'établit en outre, au nœud, une connexion vasculaire entre les feuilles, et de la ceinture (*i*) ainsi constituée partent encore quelques faisceaux stipulaires, plus grêles que les premiers.

3° Dans le Gaillet (fig. 419), où les feuilles sont opposées, et les stipules, au nombre de 2 à 5, aussi développées que les feuilles, c'est encore d'une

ceinture anastomotique (fig. 471, II, *c*), que partent les faisceaux stipulaires (*d*).

Origine des faisceaux de la ligule des Graminées. — La ligule (fig. 471, *b*) est cette languette, qui, chez les Graminées, prolonge plus ou moins longuement la gaine de la feuille, sur la face supérieure, à la jonction de la gaine et du limbe. Elle est souvent courte (Paturin des prés) et alors uniquement parenchymateuse ; mais elle peut aussi devenir très apparente, et alors renfermer des faisceaux (*Arundinaria*, *Oryza*).

Dans ce dernier cas, les faisceaux ligulaires prennent naissance de la manière suivante.

Les nombreux faisceaux parallèles de la gaine sont alternativement plus larges et plus grêles. Or, vers la partie supérieure de la gaine, les faisceaux médians s'anastomosent en un plexus ou *diaphragme vasculaire*, d'où partent ensuite, extérieurement, des faisceaux parallèles destinés à la partie médiane du limbe, et intérieurement des faisceaux destinés à la partie médiane de la ligule ; toutefois, dans la majorité des Graminées, ces derniers faisceaux manquent, et la partie correspondante de la ligule est alors uniquement parenchymateuse.

Les faisceaux latéraux de la gaine se dédoublent pour donner naissance aux faisceaux libéroligneux latéraux de la ligule, en quoi la portion correspondante de cette dernière se rapproche d'une stipule.

Enfin, les faisceaux marginaux de la gaine entrent tout entiers dans la partie marginale de la ligule.

Dans les genres *Arundinaria* et *Oryza* (Riz), tous les faisceaux ligulaires sont *normalement orientés;* dans les autres genres, leur *orientation est inverse*, c'est-à-dire que le bois des faisceaux ligulaires regarde le bois des faisceaux du limbe.

Subordination de la feuille à la tige; phyton. — D'après ce qui a été dit de la structure et du développement de la feuille, il semble naturel de considérer ce membre comme une formation subordonnée à la tige, comme une simple expansion locale de cette dernière. La tige, au contraire, apparaît comme le membre fondamental et continu.

Si toutefois il était reconnu que les éléments essentiels de la feuille (vaisseaux et tubes criblés), au moment de leur première apparition dans le mamelon foliaire parenchymateux, sont indépendants de ceux de la tige et ne se relient à eux qu'ultérieurement, comme c'est le cas pour les canaux résineux des Sapins, la feuille pourrait être considérée comme un membre indépendant, tout comme une racine latérale, qui naît à l'intérieur d'une tige ou d'une feuille.

Si, au contraire, les éléments vasculaires de la tige s'élèvent progressivement dans la jeune feuille en voie de différenciation, comme ils s'élèvent dans la tige elle-même au cours de son allongement, alors la feuille entière doit être interprétée comme le résultat d'un simple épanouissement latéral d'un secteur de tige, et, dans ce cas, ce secteur de tige et la feuille correspondante ne font plus qu'un.

On a donné le nom de *phyton* à cette individualité organique, à la vérité hypothétique, dont la portion inférieure ou *rachis* représente un secteur de tige, tandis que la portion supérieure, librement épanouie, constitue la *feuille*. Dans cette manière de voir, la tige serait, non un membre homogène, mais *une association de rachis phytonaires*.

Quelques faits morphologiques sont favorables à l'interprétation phytonaire de la tige feuillée.

D'abord, la course des faisceaux caulinaires et foliaires : les faisceaux d'une feuille sont, en effet, dans divers cas, le prolongement exclusif d'une partie de ceux de l'entrenœud immédiatement inférieur.

Puis, la décurrence foliaire, c'est-à-dire les prolongements caulinaires, ou rachis des feuilles, rendus apparents sur la tige par des sillons longitudinaux intermédiaires, comme dans diverses Conifères (Epicéa...). Dans l'hypocotyle de nombreuses plantules (Lupin, Capselle), la décurrence des cotylédons est marquée parfois tout le long de l'hypocotyle, par deux sillons opposés très nets.

Mais remarquons, d'autre part, que la disposition des éléments vasculaires dans la tige et dans la feuille offre fréquemment des différences profondes. C'est ainsi que les faisceaux criblés surnuméraires, qui, dans certaines feuilles, longent le bord supérieur des faisceaux ligneux, peuvent manquer entièrement à la tige, ce qui est en désaccord avec l'idée du phyton ; on peut en dire autant de la discontinuité originelle des canaux résineux de la tige et de la feuille du Sapin ; etc.

La question, on le voit, exige de nouveaux éléments d'appréciation.

CHAPITRE IV

STRUCTURE SECONDAIRE DE LA PLANTE

Définition des formations secondaires. — Dans un grand nombre de végétaux, une fois la structure primaire constituée, des tissus de nouvelle formation s'intercalent entre les tissus primaires en des régions déterminées, et compliquent d'autant la structure de la plante. Ce sont ces tissus de néoformation qui caractérisent la *structure secondaire*.

Pour leur donner naissance, certaines assises du parenchyme général (fig. 475, *c.g*), au lieu de subsister définitivement sous la forme primaire, comme les assises adjacentes, reprennent à un moment donné leur faculté de développement, c'est-à-dire s'accroissent et se cloisonnent pour engendrer des *méristèmes secondaires*, exactement comme les initiales de la tige, de la racine ou de la feuille engendrent les méristèmes d'origine de la structure primaire de ces membres.

Ces assises de parenchyme, ainsi nouvellement venues à l'activité, sont dites *assises génératrices*.

Plantes à formations secondaires. — Dans la feuille, les formations secondaires sont rares et, en tous cas, peu marquées.

Dans la tige et la racine, au contraire, elles se produisent régulièrement dans la généralité des Dicotylédones et des Gymnospermes : les espèces arborescentes doivent à ces productions d'épaissir de plus en plus leur tronc et leur racine. Parfois cependant ces formations sont négligeables ou même nulles (Renonculacées...).

Les formations secondaires sont beaucoup plus rares chez les Monocotylédones, et elles deviennent exceptionnelles chez les Cryptogames vasculaires. Elles manquent aux Muscinées et aux Thallophytes.

Ainsi, tandis qu'un Pommier, un Chêne, un Sapin, etc., épaississent annuellement leur tige et leur racine, un Nénuphar ou une Renoncule (Dicotylédones), un Palmier, un Lis ou un Iris (Monocotylédones), une Fougère, etc., conser-

vent indéfiniment la structure primaire dans tout leur corps.

I. — FORMATIONS SECONDAIRES DE LA TIGE

Il y a lieu de définir successivement : 1° la position des assises génératrices ; 2° la production des méristèmes secondaires par ces assises : 3° enfin la différenciation de ces méristèmes en tissus secondaires définitifs.

1. — Position des assises génératrices. — Normalement au nombre de deux, dans la racine comme dans la tige, les assises génératrices sont situées (fig. 475), l'une (*g*) dans le cylindre central, l'autre (*c*) quelque part dans le parenchyme extérieur au liber primaire.

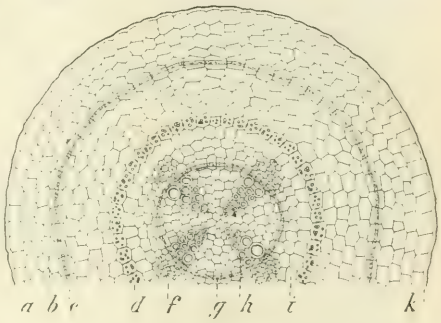


Fig. 475. — Formation des assises génératrices secondaires de la tige. — *a*, épiderme; *b*, écorce; *c*, assise génératrice péridermique; *d*, endoderme amylifère; *f*, liber primaire; *g*, assise génératrice libéroligneuse; *h*, bois primaire; *i*, péricycle.

a) La première assise, de situation constante, comprend, d'une part, les arcs de cellules tabulaires interposés au bois (*h*) et au liber (*f*) des faisceaux ; d'autre part, les raccords (*g*), nés du cloisonnement tangentiel des cellules des rayons médullaires, situées dans le prolongement circulaire des arcs précédents. Arcs et raccords générateurs forment tous ensemble une assise cylindrique continue.

Le méristème auquel cette assise donne naissance sur ses deux faces (fig. 477, *m*, *n*) se différencie, intérieurement à l'assise génératrice (*o*), en une couche circulaire de *bois*, et extérieurement à elle en une couche de *liber*, d'où son nom d'*assise génératrice libéroligneuse*. On peut encore l'appeler *assise génératrice intralibérienne*.

b) La seconde assise (fig. 475, *c*), de situation variable, naît aux dépens d'une assise circulaire de parenchyme, quelque part *en dehors du liber*, soit dans le péricycle, soit dans l'écorce, soit, mais plus rarement, dans l'épiderme. A cet effet,

chaque cellule de parenchyme prend par exemple deux cloisons tangentielles, qui délimitent les cellules génératrices (*c*).

Le méristème qu'engendre cette assise (fig. 494, *d*), sur ses deux faces, se différencie, extérieurement à elle, en une couche plus ou moins épaisse de *liège* (*c*), et intérieurement en un parenchyme secondaire, nommé *phelloderme* (*df*).

Liège et phelloderme forment ensemble le *périderme*, d'où le nom d'*assise péridermique*, donné à cette seconde assise génératrice. On peut la qualifier encore d'*assise génératrice extralibérienne*.

2. — Formation des méristèmes secondaires. — Qu'il s'agisse de l'assise libéroligneuse ou de l'assise péridermique, leurs cellules se comportent de la même manière pour produire les méristèmes générateurs des tissus secondaires.

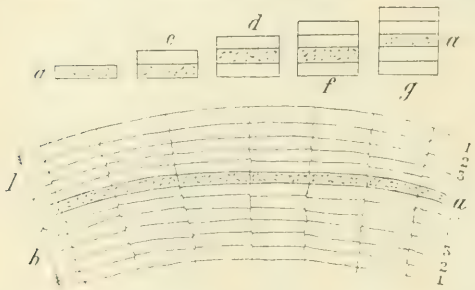


Fig. 476. — Cloisonnement des cellules (*a*) des assises génératrices : *e*, *d*, *f*, *g*, cellules de méristème, successivement détachées de *a* ; *b*, manchon intérieur de méristème ; *l*, manchon extérieur ; 1, 2, 3, ... ordre d'apparition des cellules.

Après une certaine période de croissance, pendant laquelle la cellule se développe surtout dans le sens radial (fig. 476, *a*), une cloison se produit tangentiellement, après bipartition préalable du noyau. Des deux cellules (*c*) ainsi constituées, l'une, l'intérieure par exemple, demeure génératrice, tandis que l'autre représente une cellule de méristème.

Une nouvelle phase de croissance ramène la cellule génératrice à son épaisseur première ; après quoi, une seconde cloison tangentielle s'établit (*d*), qui détache cette fois une cellule de méristème vers le dedans. L'assise génératrice se trouve maintenant incluse entre deux assises de méristème.

Les cloisonnements se continuent de la sorte (*f*, *g*), de manière à donner lieu en définitive, de part et d'autre de l'assise génératrice, à un manchon de méristème (fig. 476, *l*, *b*).

Dans le manchon extérieur (*l*), les assises sont d'âge décroissant de dehors en dedans : ce *méristème* est, en un mot, *centripète ;* dans le manchon intérieur (*b*), les assises sont, au con-

traire, d'âge décroissant de dedans en dehors : le *méristème* y est *centrifuge*.

Le nombre des assises de chaque manchon est rarement le même. D'ordinaire, dans l'assise libéroligneuse, les cloisonnements se produisent plus fréquemment vers l'intérieur, et le méristème correspondant devient par exemple trois fois plus épais que l'autre ; c'est au contraire le méristème extérieur qui acquiert la prépondérance dans le jeu de l'assise péridermique.

Tous ces méristèmes, ainsi que les tissus définitifs qui en proviennent, se reconnaissent à la sériation de leurs cellules en assises concentriques et radiales ; parfois même, il est fort difficile, à cause de cet arrangement, de distinguer l'assise génératrice (fig. 477, *o*) des assises adjacentes les plus jeunes de méristème (*m*, *n*), qui offrent sensiblement la même apparence qu'elle.

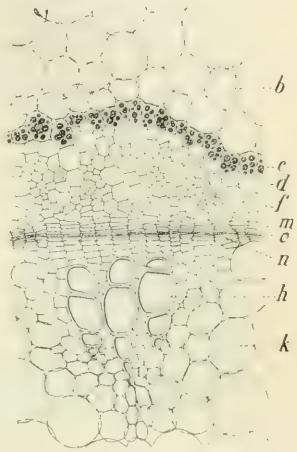


Fig. 477. — Début des formations secondaires libéroligneuses dans le Ricin. — *b*, parenchyme cortical interne ; *c*, endoderme (on y a figuré les chloroleucites avec grains d'amidon composés) ; *d*, péricycle ; *f*, tubes criblés du liber primaire ; *o*, assise génératrice (ombrée) ; *m*, *n*, méristème libérien et ligneux, issu de *o* ; *h*, faisceau ligneux ; *k*, parenchyme central (gr. : 100).

Remarquons que le nombre des files cellulaires radiales des méristèmes secondaires augmente avec l'âge de la plante ; car, l'assise génératrice, refoulée progressivement vers le dehors par le manchon intérieur de méristème qu'elle a engendré, agrandit nécessairement ses éléments dans le sens tangentiel, puis les multiplie par de nouvelles cloisons radiales.

Les cellules des méristèmes subissent, elles aussi, des recloisonnements pour constituer le méristème définitif.

3. — Différenciation des méristèmes. — Voyons maintenant comment les méristèmes qui viennent d'être définis donnent lieu, d'une part au *périderme*, d'autre part aux faisceaux libéroligneux secondaires, qualifiés encore de *pachyte*.

1° **Périderme.** — A mesure que l'assise extralibérienne se cloisonne, les cellules du manchon extérieur (fig. 476, *l*) subé-

rifient leurs membranes, tout en restant intimement unies, et perdent plus tard leur contenu vivant : elles constituent de la sorte un feuillet circulaire de *liège* (fig. 218, *b*), qui désormais protège les tissus sous-jacents. Quant aux cellules du manchon intérieur, elles restent vivantes, différencient des corps chlorophylliens, s'arrondissent aux angles en laissant entre elles des méats et donnent ainsi un parenchyme secondaire ou *phelloderme* (fig. 494, *df*), ordinairement mince, qui s'ajoute au parenchyme primaire plus intérieur (*fg*), auquel il fait suite.

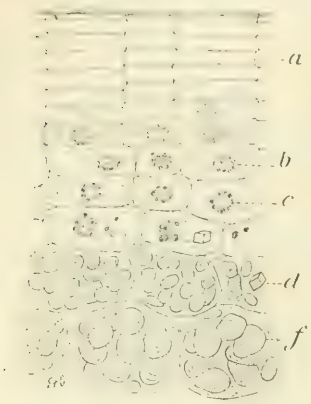


Fig. 478. — Coupe transversale de la couche périphérique du tubercule de Pomme de terre. — *a*, liège; *b-f*, parenchyme de plus en plus riche en amidon; *b*, noyau avec leucites sans amidon; *c*, leucites avec granule amylacé; *d*, cristalloïde cubique; *f*, amidon de réserve (leucites non apparents) (gr. : 300).

Le liège se distingue nettement à l'*arrangement radial et concentrique de ses éléments* (fig. 479) et à leur aplatissement tangentiel. Rarement ses cellules sont cubiques (Orme, Chêne... fig. 218).

Le nombre des assises de ce tissu, très variable selon les plantes, est particulièrement remarquable dans le Chêne-liège. L'Orme, le Pin, etc., offrent aussi une couche très apparente de liège.

La pellicule du tubercule de Pomme de terre n'est pas autre chose qu'un mince feuillet jaunâtre de liège d'une dizaine d'assises, environ, de cellules aplaties (fig. 478, *a*).

Les membranes du liège sont, tantôt minces et souples (*liège mou*), tantôt plus épaisses et résistantes (*liège dur*) : les deux formes se rencontrent dans le Chêne-liège en zones régulièrement alternantes.

Conséquences de la production du liège. — a) Mortification des tissus périphériques. — Le liège adulte étant imperméable, les sucs nourriciers du cylindre central ne peuvent plus le traverser pour arriver aux tissus primaires plus extérieurs.

Ces tissus se dessèchent alors graduellement, se déchirent (fig. 492, *a*), sous la poussée provoquée par l'épaississement intérieur : après quoi, ou bien ils s'exfolient, mettant à nu la surface brune et unie du liège, ou bien ils subsistent plus ou

moins longtemps sur la tige, ajoutant ainsi au revêtement protecteur du membre.

Le premier cas est réalisé nettement dans le Platane, qui détache annuellement de sa tige des plaques mortifiées très nettes de parenchyme (*péridermes caducs*) ; le second, dans l'Orme, le Chêne, le Pin, où le tronc finit par être sillonné de profondes crevasses (*péridermes agrégés*).

Lieu de production du liège. — L'épaisseur des tissus mortifiés dépend tout naturellement de la *profondeur* à laquelle s'établit l'assise génératrice péridermique.

Dans la Morelle (Pomme de terre), le Saule (fig. 480), l'assise génératrice est représentée par la *moitié interne de l'épiderme*, préalablement

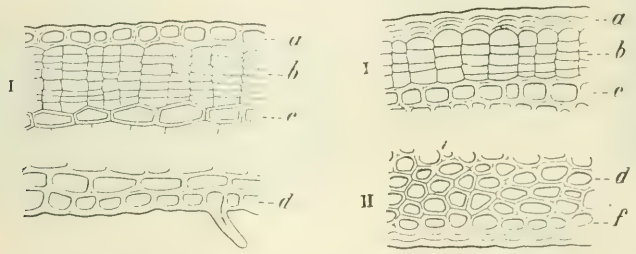


Fig. 479. Fig. 480.

Fig. 479. — Partie périphérique d'une branche de Prunier (*Prunus spinosa*). — I, face supérieure éclairée ; *a*, épiderme ; *b*, liège sous-épidermique ; *c*, parenchyme. — II, face inférieure moins éclairée ; le liège n'est pas encore formé ; *d*, épiderme (Douliot).

Fig. 480. — Partie périphérique d'une branche de Saule Marsault (*Salix caprea*), à la fin de la première année. — I, face supérieure éclairée ; *a*, cuticule épidermique ; *b*, liège épidermique ; *c*, parenchyme. — II, face inférieure, moins éclairée, sans liège ; *d*, parenchyme ; *f*, épiderme (Douliot).

dédoublé tangentiellement. Dans ce cas, assez rare, la mortification, accompagnée ou non d'exfoliation, se trouve réduite au minimum et n'atteint que la moitié externe (*a*) des cellules épidermiques.

Dans divers arbres (Chêne, Hêtre, Orme), c'est *l'assise sous-épidermique* (fig. 479) qui constitue l'assise péridermique ; l'exfoliation porte alors sur l'épiderme (*a*) et sur la portion extérieure des cellules sous-épidermiques subdivisées. Dans le Bouleau, le Tremble, la teinte blanche du liège de la tige est due à l'air inclus dans les cellules mortes.

Souvent, c'est *vers le milieu de l'écorce*, ou *dans l'endoderme* même (Chiche), ou plus intérieurement encore *dans le péricycle* (tige du Fraisier (fig. 219, *d*), du Groseiller, de la Vigne) que le liège prend naissance.

Dans ce dernier cas, c'est non seulement l'écorce entière, mais une partie du péricycle, qui se dessèche, se crevasse profondément et se desquame (sarments de Vigne) ; la tige primaire se trouve alors réduite au cylindre central, et c'est le phelloderme secondaire qui remplace l'écorce.

Remarquons que les diverses pousses annuelles des arbres, telles que pousses terminales et latérales, pousses fructifères, etc., *ne produisent pas nécessairement leur liège dans la même région du membre*. Ainsi, dans le Prunier, l'Amandier, le Noyer, la branche verticale d'un an est pourvue de liège sous-épidermique, tandis que l'hypocotyle de la plan-

Fig. 481.

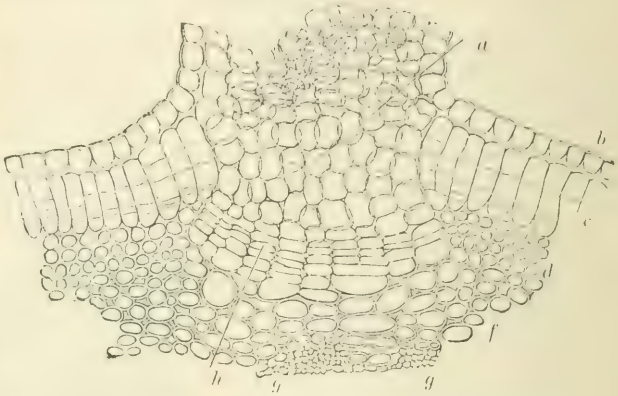


Fig. 482.

Fig. 481. — Lenticelles d'un rameau de Sureau (grand. nat.).

Fig. 482. — Coupe transversale d'une lenticelle de Sureau (*Sambucus nigra*). — *a*, liège pulvérulent de la lenticelle; *b*, épiderme; *c*, liège normal et assise génératrice; *d*, écorce primaire; *f*, péricycle; *gg*, liber primaire; *h*, niveau de l'assise génératrice de la lenticelle (gr. : 50).

tule produit du liège péricyclique, et que l'épicotyle de la première année en manque entièrement.

Les plantules d'un an forment d'ordinaire leur liège un peu plus tôt que les branches, moins délicates, de l'arbre adulte. De même, sur une branche donnée, la face éclairée le produit plus tôt que l'autre (fig. 479, 480).

b) Lenticelles. — Une enveloppe continue de liège serait de nature à entraver profondément les échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère : aussi, le liège se dissocie-t-il localement (fig. 482, *a*), en arrondissant ses cellules et même en les isolant complètement.

Les petites plages poreuses, ainsi disséminées sur la tige et ordinairement plus épaisses que les portions avoisinantes du liège normal, ont reçu le nom de *lenticelles* (fig. 481).

Dans le Cerisier, le Peuplier, le Noyer, le Coudrier, les lenticelles de la tige naissent juste au-dessous des stomates.

Dans ce cas, par suite d'un cloisonnement plus actif de l'assise péridermique à leur niveau (fig. 482, *h*), le liège des lenticelles envahit la chambre sous-stomatique, soulève, puis déchire l'épiderme et fait en définitive hernie au dehors, sous forme d'une petite verrue pulvérulente brune.

Formation du périderme pendant les années successives. — Dans un grand nombre de plantes (Chêne-liège, Orme subéreux), c'est la même assise génératrice qui reprend ses cloisonnements à chaque printemps, pendant un nombre plus ou moins considérable d'années. De la sorte, le liège nouveau prend place, au fur et à mesure, en dedans du liège ancien, ce qui donne lieu, à la longue, à l'épaisseur si remarquable de ce tissu que l'on constate dans les Chênes-lièges âgés.

Quand cette première assise génératrice, que nous supposerons, par exemple, sous-épidermique, cesse de fonctionner pour ne plus subsister qu'à l'état de simple parenchyme, une autre se constitue plus intérieurement, reste active pendant une ou plusieurs années et forme pareillement pendant ce temps un second périderme (fig. 484, *a*). Après quoi une troisième assise péridermique plus intérieure (*c*) entre en jeu, et ainsi de suite (*d*), la dernière pouvant s'installer dans le péricycle, et jusque dans le liber.

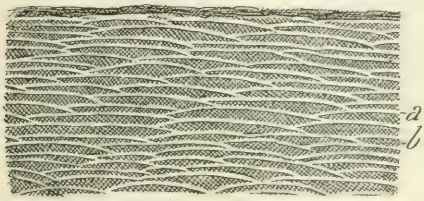


Fig. 483. — Coupe transversale de la portion périphérique d'un tronc âgé de Pin, montrant les péridermes partiels successifs, en arc de cercle. — *a*, phelloderme; *b*, liège (gr. : 3).

Dans le Chêne-liège, le premier périderme, d'origine sous-épidermique, donne au bout d'une quinzaine d'années une couche de liège de quelques centimètres d'épaisseur ; mais ce liège est peu élastique et par suite de médiocre qualité. Le second périderme, qui s'installe plus en dedans, produit au contraire un liège souple et élastique, que l'on détache lorsqu'il atteint l'épaisseur voulue, ce qui provoque la formation d'un troisième périderme, plus profond que le précédent. Un Chêne-liège âgé et intact peut offrir, de la sorte, en deux ou un plus grand nombre de plaques, plus de quarante centimètres d'épaisseur de liège.

Les assises péridermiques successives, loin d'être toujours circulaires et concentriques (Vigne, Clématite), se réduisent fréquemment à de simples *arcs générateurs*, donnant des *péridermes partiels*, qui chevauchent les uns sur les autres (fig. 483 et 484) et mortifient en dehors d'eux les plaques ou écailles des tissus vivants qui les séparent des péridermes plus extérieurs : tantôt ces plaques se détachent régulièrement chaque année (Platane), tantôt elles persistent et s'accumulent sur le membre, pour épaissir de plus en plus son revêtement protecteur (Chêne, Orme, Pin).

On donne le nom de *rhytidome* à l'ensemble des tissus crevassés et inertes, situés en dehors du périderme le plus récent. Le rhytidome est surtout complexe dans les tiges à péridermes agrégés (Chêne...).

2° **Faisceaux libéroligneux secondaires : pachyte.** — Le manchon extérieur de méristème, issu chaque année de l'as-

Fig. 484. — Coupe transversale de la partie profonde d'une écorce âgée du Quinquina (*Cinchona calysaya*). — *a*, *c*, *d*, péridermes *partiels* successifs, représentés essentiellement par du liège, chevauchant les uns sur les autres et englobant entre eux des amas de parenchyme (*b*), parsemés de fibres. (gr. : 40).

sise génératrice intralibérienne (fig. 477, *m'*), se différencie, à mesure qu'il est engendré, en *liber secondaire*, qui s'ajoute

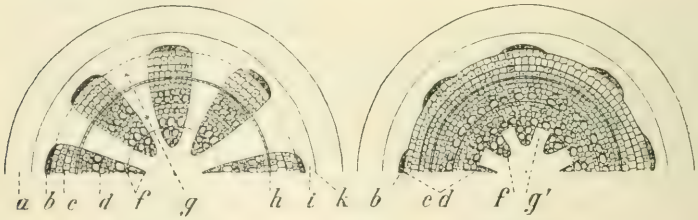


Fig. 485. Fig. 486.

Fig. 485. — Structure secondaire de la tige, avec masses libéroligneuses distinctes. — *a*, écorce; *b*, liber primaire; *c*, liber secondaire; *d*, bois secondaire (deux couches); *f*, bois primaire; *g*, rayons médullaires; *h*, assise génératrice libéroligneuse; *i*, péricycle; *k*, endoderme.

Fig. 486. — Structure secondaire de la tige avec anneau libéroligneux secondaire continu (*cd*). — *f*, bois primaire (deux rondelles); *b*, liber primaire; *g'*, rayons médullaires interligneux primaires.

intérieurement au liber primaire (*f*); le manchon intérieur (*n'*), lui, donne parallèlement du *bois secondaire*, qui fait suite extérieurement au bois primaire (*h*). Il résulte de la formation

de cet *anneau libéroligneux* d'épaississement, nommé encore *pachyte*, que le liber primaire, avec tous les tissus plus extérieurs, se trouve de plus en plus refoulé vers le dehors, ce qui entraîne le crevassement du rhytidome périphérique.

La différenciation annuelle du bois et du liber secondaires s'opère suivant deux modes principaux.

a) Ou bien la différenciation du double manchon de méristème en faisceaux libéroligneux n'a lieu qu'*entre le bois et le liber des faisceaux primaires* (fig. 485), et non au niveau des rayons médullaires (*g*), où le méristème passe simplement à l'état de parenchyme (Courge, Poivrier). Dans ce cas, les faisceaux libéroligneux de la structure secondaire (*cd*) restent, comme ceux de la structure primaire (*b*, *f*), bien distincts les uns des autres dans le parenchyme général.

Fig. 487. — Structure secondaire de la tige, avec masses libéroligneuses principales (*cd*), comprises entre le bois et le liber primaires (*b*), et masses secondaires (*n*), nées du méristème des rayons. — *m*, rayons médullaires.

b) Ou bien le double manchon de méristème se différencie en bois et en liber secondaires *dans toute son étendue* (fig. 486, *cd*), aussi bien entre les faisceaux primaires qu'au niveau des rayons médullaires (Giroflée, Œillet). Il se produit alors chaque année un *anneau libéroligneux* complet, en dehors et en dedans duquel font saillie, en concordance, les faisceaux ligneux (*f*) et les faisceaux libériens primaires (*b*), primitivement au contact.

c) Entre ces deux structures extrêmes prennent place diverses structures intermédiaires. Par exemple, le méristème des rayons peut ne se différencier en faisceaux libéroligneux que dans la région médiane de chacun d'eux, ce qui double le nombre des faisceaux et des rayons médullaires de la tige. Ou bien, dans chaque rayon, se constituent deux ou un plus grand nombre de bandes libéroligneuses radiales (fig. 487, *n*), séparées par autant de rayons étroits, ce qui donne presque l'illusion d'un anneau libéroligneux continu (divers arbres).

Rayons secondaires. — Indépendamment des *rayons médullaires principaux*, qui s'étendent de la moelle au péricycle, d'autres se constituent dans l'épaisseur même des faisceaux secondaires. Ces *rayons secondaires* (fig. 488, *k*) intéressent un nombre variable de couches ligneuses et se prolongent au

delà de l'assise génératrice dans un nombre correspondant de couches libériennes; leur étendue est limitée non seulement dans le sens du rayon, mais encore en hauteur.

Dans diverses Conifères (Pin...), les rayons médullaires de l'anneau libéroligneux secondaire n'offrent qu'une seule rangée de cellules, riches en amidon (fig. 522, *n*).

Structure du bois secondaire. — Les éléments normaux du bois secondaire sont : les *vaisseaux*, les *fibres ligneuses* et

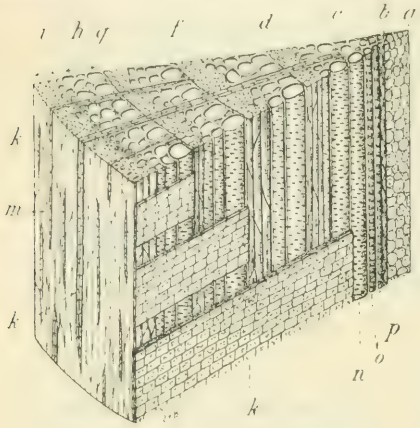


Fig. 488.

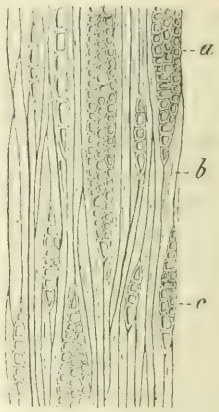


Fig. 489.

Fig. 488. — Secteur de bois de tige dicotylédonée de quatre ans. — *ab*, moelle ; *bc*, bois primaire ; *cd*, *df*, bois secondaire des 1re et 2e années ; *h*, bois de printemps de la 4e année ; *i*, bois d'automne ; *k*, *k*, trace des rayons médullaires à la surface du corps ligneux ; *m*, fibres ligneuses ; *k* (à droite), portion de rayon médullaire principal de face ; plus haut, deux rayons secondaires entiers ; *n*, vaisseaux ponctués du bois primaire ; *o*, vaisseaux annelés ; *p*, vaisseau spiralé.

Fig. 489. — Coupe longitudinale tangentielle à travers le bois de Myrica (*Myrica Nagi*). — *c*, *a*, rayons médullaires, à une ou plusieurs lames de cellules, chargées de pigment brun ; *b*, fibres ligneuses (bois d'automne) (gr. : 100) (Houlbert).

le *parenchyme ligneux*. Ils se trouvent réunis tous ensemble dans le bois de la plupart de nos arbres dicotylédonés (Bouleau, Chêne, Tilleul...) (fig. 488 à 491).

Les *vaisseaux* sont les uns ouverts, les autres fermés ; leurs parois épaissies sont réticulées, spiralées ou ponctuées. Dans une seule et même plante, la structure peut d'ailleurs changer, selon qu'il s'agit d'un vaisseau ouvert ou d'un vaisseau fermé.

Les Conifères (Pin, Sapin, Cèdre) offrent cette particularité de ne renfermer dans leur bois secondaire que des *vaisseaux*

fermés aréolés (fig. 522 et 281), à cloisons transverses fortement obliques (fig. 523, *b*), sans fibres, et sans parenchyme autre que celui des rayons (fig. 523, *a*). Cette structure, jointe à la présence de canaux sécréteurs, parfois nettement localisés (p. 370), permet de reconnaître le bois des Conifères, par le simple examen de coupes longitudinales au microscope. Le bois primaire de ces mêmes plantes contient au contraire des vaisseaux spiralés et annelés, à son bord interne (fig. 284).

Les *fibres ligneuses* (fig. 491, *bc* et 489, *b*) ont été précédemment étudiées (p. 209) ; leur longueur dépasse fréquemment un millimètre. Leurs formes courtes passent au parenchyme ligneux.

Enfin le *parenchyme ligneux*, souvent amylifère, est associé aux éléments précédents dans le bois, et, en outre, il forme à lui seul les rayons médullaires (fig. 491, *cd*, *f*).

L'amidon de réserve du bois disparaît petit à petit du parenchyme ligneux en automne, au voisinage des bourgeons en voie d'achèvement ; mais cet aliment se reconstitue au printemps, par métamorphose des réserves alors existantes dans les cellules, dès la reprise d'activité et avant l'éclosion des feuilles.

Bois de printemps : bois d'automne. — Dans chaque couche ligneuse annuelle, c'est la portion intérieure ou *bois de printemps* (fig. 488, *h*), qui renferme les plus gros vaisseaux, et elle leur doit son aspect poreux : la portion extérieure (*i*), ou *bois d'automne*, surtout riche en fibres et en parenchyme, offre une texture plus serrée. Cette différence (fig. 490) tient à la grande activité nutritive dont la plante est le siège à chaque printemps et qui exige, pour le bois correspondant, des vaisseaux nombreux et larges, capables d'assurer la montée de toute la sève nécessaire à la plante, tandis qu'en automne cette circulation se ralentit progressivement.

C'est cette inégale répartition des éléments ligneux dans chaque couche annuelle qui fait que la tranche du bois d'un tronc d'arbre se montre différenciée si nettement en rondelles concentriques (fig. 492, *fk*).

Age des arbres. — D'après ce qui précède, il suffit de compter les rondelles ligneuses circulaires, emboîtées les unes dans les autres, pour connaître l'âge de l'arbre considéré : il s'en forme en effet régulièrement une chaque année, en dehors des rondelles plus anciennes.

La différenciation du liber est, au contraire, irrégulière, en

ce sens que la couche libérienne annuelle, d'ailleurs très mince, peut se stratifier en deux ou plusieurs feuillets concentriques, par suite d'interposition d'assises fibreuses (fig. 492, *d*). Aussi ne peut-on faire intervenir le liber dans la détermination de l'âge, que si la marche de la différenciation libérienne a été, au préalable, étudiée pour la plante considérée, et si, en

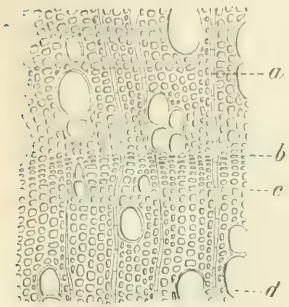


Fig. 490.

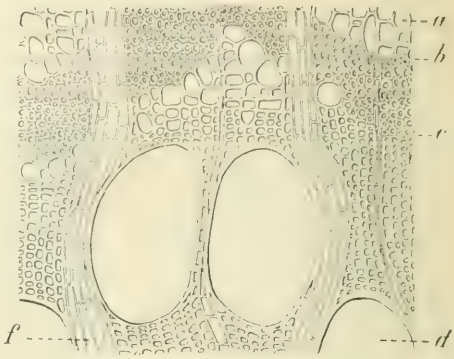


Fig. 491.

Fig. 490. — Coupe transversale du bois secondaire du Bouleau (*Betula alba*). — *a*, rayons médullaires; *bd*, rondelle annuelle; *bc*, bois serré d'automne; *cd*, bois de printemps, à gros vaisseaux et fibres ligneuses (gr. : 50) (Houlbert).

Fig. 491. — Coupe transversale du bois secondaire d'Orme (*Ulmus campestris*). — *ad*, bois d'une année (la rondelle, pour être complète, est à prolonger un peu en haut et en bas); *ab*, bandes vasculaires irrégulières d'automne (deux sont représentées); *bc*, fibres intercalées entre ces bandes; *cd*, bois de printemps, formé de parenchyme ligneux étroit et de deux ou trois bandes de gros vaisseaux (*d*); *f*, rayons médullaires, plurisériés (gr. : 70) (Houlbert).

outre, on s'est assuré qu'elle y reste constante pendant les années successives. Dans le Tilleul, par exemple, chaque couche libérienne annuelle renferme deux strates de fibres cellulosiques (fig. 492, *d*).

Dédoublement de la couche ligneuse. — Remarquons, du reste, que les couches ligneuses prêtent parfois à la même incertitude que le liber.

Il arrive, en effet, lorsque l'arrière-saison redevient favorable à la végétation, que telle ou telle rondelle ligneuse annuelle présente, outre la zone intérieure à gros vaisseaux qui en marque l'origine, une seconde zone poreuse au voisinage immédiat du bois serré d'automne, à cause d'une reprise de circulation de la sève, survenue à la fin de l'été. Dans ce cas, il devient difficile de préciser strictement l'âge de la plante.

Épaisseur de la couche ligneuse annuelle. — L'épaisseur de la couche ligneuse annuelle du bois des arbres, très variable d'une espèce à une

autre, ne dépasse pas d'ordinaire quelques millimètres : un à deux dans le Chêne, l'Olivier. Ailleurs, elle devient beaucoup plus grande, comme dans le Pin, le Sapin, etc. Dans le Peuplier, l'Ailante, elle peut atteindre un centimètre; dans le Sapin, davantage encore.

Si l'été est sec, la masse des substances nutritives absorbées par la racine est relativement faible, et les couches ligneuses peuvent n'atteindre que le quart de leur épaisseur ordinaire; les pousses annuelles sont alors, elles aussi, beaucoup plus courtes.

Dans une même rondelle, l'épaisseur peut changer selon l'orientation, à cause des modifications locales qu'éprouve de ce fait la nutrition de l'arbre. Par exemple, à la lisière d'un bois, exposée à l'ouest, les couches annuelles de l'arbre, y subissant trop longtemps le plein soleil, n'acquièrent que peu d'épaisseur. Sur les versants sud et ouest, les arbres résineux (Pin) offrent, en général, un bois plus dense que sur les versants nord et est. Quand deux arbres se trouvent trop rapprochés, les faces en regard se gênent mutuellement et produisent un bois moins épais que les autres parties du tronc.

Lorsque l'épaississement prédominant se reproduit chaque année du même côté, le bois offre un aspect nettement excentrique, comme dans les grosses branches d'arbres (Hêtres) et souvent aussi dans le tronc.

Aubier et cœur du bois. — A partir d'un certain âge, qui n'est d'ordinaire pas inférieur à quinze ou vingt ans, les couches ligneuses de divers arbres (Chêne, Châtaignier, Orme, Noyer, Pin), jusqu'alors claires et relativement tendres, se transforment graduellement en bois résistant et foncé. Sur la tranche du tronc, on distingue alors le *cœur* du bois ou *duramen*, portion intérieure foncée, qui doit à sa dureté et à son imputrescibilité sa grande valeur industrielle, et l'*aubier*, portion périphérique, encore blanchâtre et de moindre résistance.

Un tronc de Chêne de 36 ans montre, par exemple, 7 rondelles d'aubier et 29 rondelles de cœur.

Pendant la transformation de l'aubier en bois dur, le contenu du parenchyme ligneux, et notamment l'amidon, disparaît, tandis que prennent naissance des *principes organiques colorés*, bruns (Chêne), noirs (Ébène), ou rouges (Hématoxyle), ainsi que des *composés tanniques, qui incrustent les membranes* (les fibres plus spécialement, dans le Chêne) et leur permettent de résister aux agents destructeurs. Chez les Conifères, la résine s'ajoute au tanin pour imprégner les membranes.

Dans diverses essences arborescentes (Saule, Bourdaine, Poirier, Mélèze, Sapin), le tanin (p. 125) s'accumule surtout dans la cavité des vaisseaux et des fibres, et non simplement dans leur paroi : le bois âgé, dont la teinte devient à la longue rouge ocreuse par oxydation du contenu (*cœur rouge*), perd alors partiellement ses qualités industrielles.

La proportion de tanin, relativement faible au sommet du tronc ou d'une branche, va régulièrement en augmentant jusqu'à la base de la tige (Chêne rouvre). A un niveau donné, elle est plus grande dans le bois dur que dans l'aubier; en outre, dans le duramen, ce sont les couches

périphériques qui sont le plus fortement imprégnées. La proportion maximum de tanin, variable avec le développement de l'arbre, s'élève à 6 et jusqu'à 10 p. 100 dans le cœur du Chêne, à 13 et jusqu'à 15 p. 100 dans le Châtaignier; dans l'aubier, elle varie de 1 à 3 p. 100 seulement.

Notons, toutefois, que l'incrustation du cœur par le tanin n'est pas une condition indispensable d'imputrescibilité, comme le montre le Robinier Faux-Acacia, qui produit un bois très résistant, quoique médiocrement chargé de tanin.

Certains arbres, dits à *bois blanc*, ne forment pas de cœur. Le Peuplier, le Bouleau, l'Érable et le Tilleul (fig. 492), par exemple, conservent leur bois central presque aussi clair que l'aubier; mais, même dans ce cas, le bois âgé est plus résistant et de meilleure qualité que l'aubier proprement dit.

Structure du liber secondaire.—Le liber secondaire renferme le plus souvent, comme le bois, trois sortes d'éléments (fig. 492 et 494) : les *tubes criblés*, avec leurs cellules annexes (p. 202), les *fibres libériennes* (p. 210) et le *parenchyme libérien*.

Ces éléments sont intimement unis et disposés plus ou moins régulièrement en séries concentriques et radiales, comme les cellules de méristème dont ils procèdent.

Fibres libériennes. — Les *fibres libériennes* (494, *k*), qui peuvent manquer (Groseiller, Fusain, Cornouiller), sont d'ordinaire cellulosiques et groupées en faisceaux, ou même en couches circulaires concentriques, interrompues seulement au niveau des rayons de parenchyme (fig. 493 et 494).

Dans le Mûrier blanc, ces fibres, isolées ou associées par groupes de deux à quatre, sont disséminées sans ordre dans le liber; leur longueur est d'environ 4 millimètres.

Dans l'Orme, le Chêne, la Vigne, etc., elles sont unies en couches circulaires plus ou moins continues (fig. 493, *a*), formées chacune de deux ou un plus grand nombre d'assises, et séparées les unes des autres par les tubes criblés et le parenchyme, ces derniers éléments constituant ce que l'on nomme parfois le *liber mou* (fig. 493, *c*). Dans diverses Conifères (Cyprès, If), on trouve, en alternance régulière, une assise de fibres et trois assises de liber mou.

Quand le liber offre de semblables alternances, il est dit *stratifié* (Tilleul, fig. 492, *d*; Vigne).

Remarquons que les fibres libériennes présentent parfois des caractères distincts de ceux des *fibres extralibériennes* les plus voisines, c'est-à-dire des fibres péricycliques. Dans le

Tilleul (*Tilia heteromorpha*), par exemple, ces dernières (fig. 492, *d*, premier strate) sont plus lignifiées et plus étroites que les fibres proprement libériennes.

Parenchyme libérien. — Le *parenchyme libérien* (fig. 494, *i*) est formé de cellules vivantes, à paroi nacrée et brillante, sou-

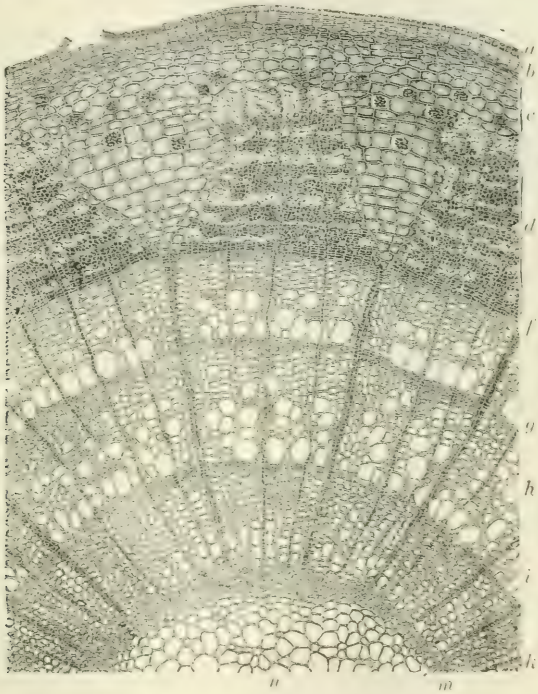


Fig. 492. — Coupe transversale d'un rameau de Tilleul, âgé de trois ans. — *a*, épiderme; *b*, liège et phelloderme; *c*, écorce primaire; *d*, péricycle fibreux et liber secondaire, formé de strates alternants de fibres (en blanc) et de tubes criblés et parenchyme libérien (en noir), avec profondes enclaves de parenchyme vert, pourvu d'oxalate de calcium; *f*, assise génératrice libéro-ligneuse; *fk*, les trois rondelles de bois secondaire; *g*, *i*, bois d'automne serré; *h*, gros vaisseaux du bois de printemps; *m*, bois primaire et zone périmédullaire sclérifiée; *n*, moelle, avec cellules à mucilage (gr. 15).

vent pourvues d'amidon ou d'oxalate de calcium, et unies sans méats aux éléments adjacents. Leur calibre est d'ordinaire plus étroit que celui des tubes criblés, mais plus large que celui des cellules annexes (fig. 261, II).

Ce parenchyme est interposé aux autres éléments du liber, tantôt irrégulièrement, tantôt en assises circulaires (Cyprès,

II), qui alternent alors avec les fibres et les tubes criblés ; on y constate parfois une sclérification locale (Bouleau).

Il faut distinguer du parenchyme libérien les *cellules annexes* des tubes criblés (fig. 261, I, *a*), qui proviennent du cloisonnement longitudinal de la cellule mère de ces derniers et en constituent par suite une dépendance (p. 208). Elles sont situées entre les tubes criblés et les cellules de parenchyme, soit extérieurement aux tubes, soit intérieurement, soit encore entre les tubes criblés et les rayons médullaires adjacents : dans les deux premiers cas, la cloison initiale, qui a détaché de la cellule mère une cellule annexe, s'est faite tangentiellement ; dans le troisième (fig. 270, IV), radialement. La cellule annexe peut d'ailleurs rester simple (*b*) ou se subdiviser à son tour en plusieurs autres (*d*, *f*).

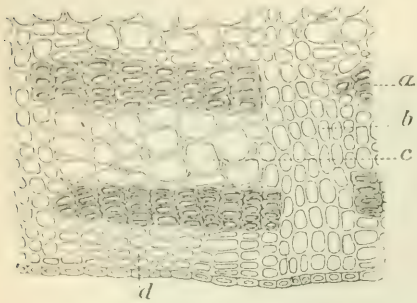


Fig. 493. — Coupe transversale du liber de la tige de Vigne. — *a*, strates de fibres libériennes, interrompus au niveau des rayons médullaires ; *b*, rayon médullaire secondaire ; *c*, tubes criblés (avec leurs petites cellules annexes et le parenchyme libérien) ; *d*, liber jeune (gr. : 150) (Lecomte).

Le liber secondaire, même dans les gros arbres de nos forêts, n'acquiert jamais, sauf exception, qu'une épaisseur de quelques millimètres. Chez les Malvacées, il revêt un aspect feuilleté des plus nets, à cause même de la sériation concentrique de ses éléments (fig. 492), et c'est cette stratification qui a valu à cette formation le nom général de *liber*.

Quand la plante est pourvue de *canaux sécréteurs*, ces derniers sont généralement nombreux dans le liber secondaire, ou même exclusivement localisés en lui, comme chez les Térébinthacées, tandis qu'ils sont rares dans le bois secondaire (p. 370).

Effets des formations secondaires. — Dans les plantes vivaces, les couches successives de bois et de liber secondaires sont toujours l'œuvre d'une seule et même assise génératrice, contrairement aux couches péridermiques. Avec l'âge, le liber primaire, ainsi que les couches adjacentes les plus anciennes du liber secondaire, toujours peu résistantes, finissent par être écrasés entre les tissus plus extérieurs et le bois, ce dernier gagnant régulièrement en épaisseur ; aussi, leurs tubes criblés finissent-ils par ne plus pouvoir conduire la sève élaborée, issue des feuilles.

Seuls, les strates les plus jeunes du liber secondaire, voisins de l'assise génératrice, accomplissent librement cette fonction.

On a vu, d'autre part, qu'au bout d'un nombre variable d'années, les vaisseaux des rondelles ligneuses les plus anciennes s'obstruent fréquemment par des expansions des cellules adjacentes du parenchyme ligneux (fig. 285,*a*) et se transforment ainsi en *thylles* (p. 218).

De même que les tubes criblés écrasés ne donnent plus passage à la sève plastique élaborée, de même les vaisseaux thylleux du bois âgé (Robinier, Vigne...) cessent de contribuer au transport de la sève montante et ne servent plus qu'au soutien.

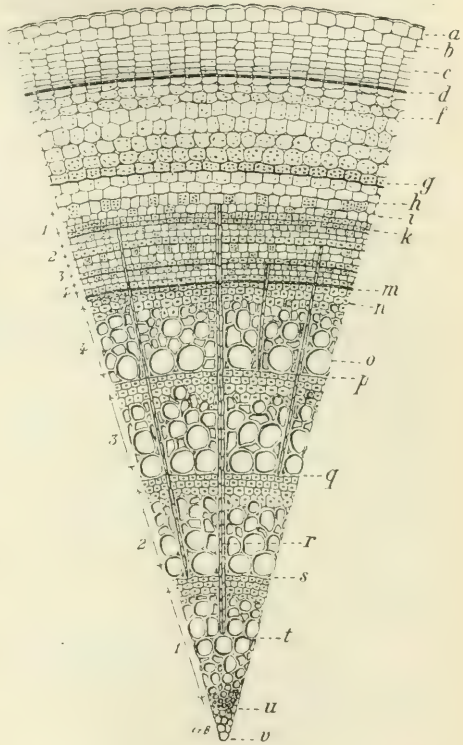


Fig. 494. — Coupe transversale d'un secteur de tige dicotylédonée de quatre ans. — *a*, épiderme; *b*, assise corticale externe; *cf*, périderme; *c*, liège; *d*, assise génératrice péridermique; *df*, phelloderme; *fg*, parenchyme cortical; *g*, endoderme; *gh*, péricycle; *hi*, liber primaire; *ik*, liber secondaire de la première année; *i*, tubes criblés et parenchyme; *k*, fibres libériennes; *m*, assise génératrice libéroligneuse; *np*, bois de la quatrième année; *n*, bois d'automne (fibres); *o*, bois de printemps à gros vaisseaux; *pq*, bois de la troisième année; *qs*, de la deuxième; *st*, bois secondaire de la première année; *tu*, bois primaire; *uv*, moelle; *r*, rayon médullaire secondaire complet. (Fig. schémat.)

Différences de structure entre les nœuds et entrenœuds. — Dans la tige principale et dans les rameaux provenant du développement des bourgeons de l'année, on constate une différence de structure et de composition chimique assez notable entre les nœuds et les entrenœuds.

Dans les nœuds, les faisceaux foliaires se font remarquer par l'étroitesse et le grand nombre de leurs vaisseaux, ces derniers offrant une structure annelée ou spiralée, et non ponctuée; en outre, les parenchymes mous y sont plus abondants que dans les entrenœuds. Ces dispositions sont liées à la grande transpiration qui s'effectue dans les feuilles correspondantes; car, dans les rhizomes, où les feuilles se réduisent à des écailles, les nœuds et les entrenœuds offrent

sensiblement la même structure, et, d'autre part, dans les branches de plus d'un an, les tissus secondaires, formés ultérieurement à la chute des feuilles, sont aussi les mêmes tout le long de la tige.

Les nœuds sont, en outre, proportionnellement plus riches en eau que les entrenœuds dans les pousses aériennes de l'année, surtout au commencement de l'été ; et quand l'élongation des entrenœuds est achevée, on constate que les nœuds renferment, à poids sec égal, une plus forte proportion de principes carbonés et de sels minéraux que les entrenœuds.

Résumé de la structure secondaire de la tige. — D'après tout ce qui précède, la section transversale d'une tige de Dicotylédone de quelques années comprend, de dehors en dedans, la succession suivante de formations (fig. 494) :

1° Le *rhytidome*, formé de l'épiderme, avec d'ordinaire quelques assises corticales, le tout à la longue desséché (*ba*) ;

2° Le *périderme* (*cf*), que nous supposerons simple, et qui comprend d'abord le liège (*c*), puis un phelloderme ou parenchyme secondaire (*df*) ;

3° Le reste de l'*écorce primaire* (*fg*), parenchyme chlorophyllien peu distinct du phelloderme, et même du péricycle, si l'endoderme n'offre plus nettement ses caractères propres ;

4° Le *péricycle* (*gh*), fréquemment sclérifié ;

5° Le *liber primaire* (*hi*) et une série de feuillets de *liber secondaire* (*im*), confinant à l'assise génératrice libéroligneuse permanente (*m*) ;

6° Le *bois secondaire* (*mt*), différencié dans chaque rondelle en bois d'automne (*n*) et bois de printemps (*o*) ; puis le *bois primaire* (*tu*), avec vaisseaux spiralés intérieurs ;

7° La *zone périmédullaire*, cellulosique (Euphorbe), ou lignifiée totalement (Buis) ou partiellement (Noyer), et la *moelle* (*uv*).

II. — ANOMALIES DE STRUCTURE DE LA TIGE

Définition. — Les deux assises génératrices des tissus d'épaississement, et plus spécialement l'assise libéroligneuse, ne fonctionnent pas, dans toutes les plantes à formations secondaires, avec la régularité qui vient d'être indiquée ; en outre, elles ne sont pas toujours seules à intervenir.

Fréquemment, des *arrêts de développement* surviennent localement dans la couche ligneuse ou libérienne, ce qui imprime à la tige une forme spéciale, aplatie ou cannelée par exemple, comme dans diverses Lianes (fig. 498).

Ailleurs, l'assise libéroligneuse normale se complique d'une ou plusieurs assises génératrices surnuméraires, qui s'établissent, soit dans le parenchyme extralibérien, soit dans le bois secondaire, soit même dans le liber secondaire (Glycine), d'où résulte pour la tige une *structure anomale*.

Bornons-nous ici à citer quelques exemples de ces particularités de structure, en remarquant toutefois qu'un même genre peut offrir des espèces anomales, à côté d'espèces à structure normale.

I. — **Arrêts locaux de production de bois ou de liber.** — 1° **Inclusion de liber secondaire dans le bois secondaire.** — Dans la racine et

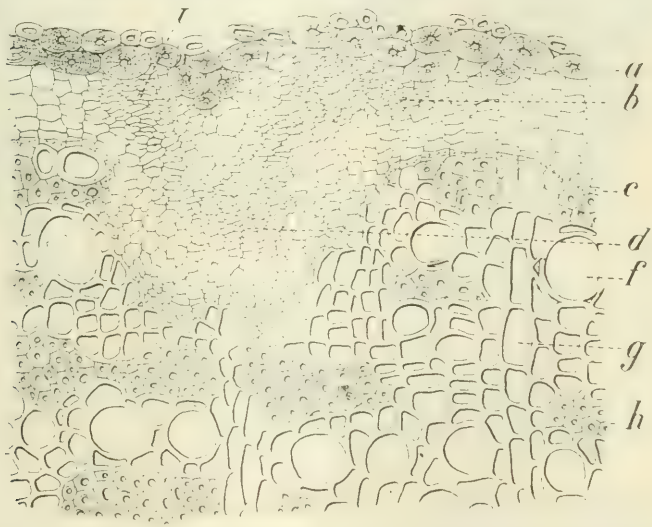


Fig. 495. — Coupe transversale partielle de la tige du *Strychnos nux vomica*, au début de la formation d'un îlot libérien intraligneux. — *a*, sclérenchyme péricyclique; *b*, liber primaire : *c*, assise génératrice libéroligneuse, cessant de donner du bois en bas : *d*, îlot libérien, entouré latéralement de bois ; *f*, vaisseaux du bois ; *g*, rayons médullaires : *h*, fibres ligneuses : *i*, amas de liber primaire écrasé (gr. : 200) (Perrot).

la tige des Strychnos, notamment le S. noix vomique, l'assise génératrice libéroligneuse (fig. 495, *c*), après avoir produit régulièrement un anneau de bois en dedans et un anneau plus mince de liber en dehors, cesse de donner du méristème du côté intérieur, en face des faisceaux libériens primaires (*bi*), ce qui arrête l'accroissement du bois aux points correspondants; ces arrêts se produisent généralement dès le printemps de la deuxième année. Le méristème extérieur, qui se différencie en liber, continue au contraire à se développer régulièrement sur tout le pourtour de l'assise génératrice.

Il résulte de là que des cannelures apparaissent le long du corps

ligneux, occupées par autant de cordons libériens (*d*), de plus en plus saillants dans le bois (*f*), lequel s'épaissit de chaque côté. L'assise génératrice acquiert ainsi une forme ondulée (fig. 496, *c*).

Quand les cordons libériens enclavés ont atteint une certaine épaisseur, les cellules normales de l'assise génératrice, qui bordent de chaque côté ces cordons (fig. 497, en *b* et *d*), s'accroissent tangentiellement et se cloisonnent activement, en produisant au fur et à mesure du bois et du liber, en sorte que les cannelures du bois vont en se rétrécissant; bientôt les deux bords saillants (*b* et *c*) de l'assise génératrice, d'ailleurs ininterrom-

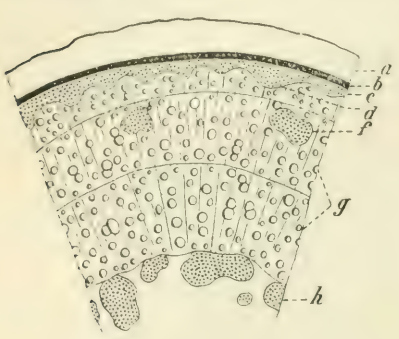


Fig. 496.

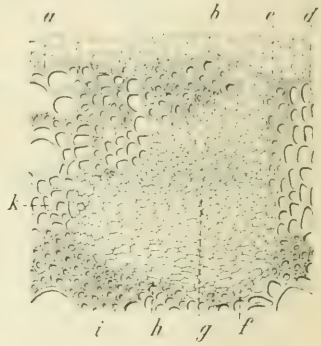


Fig. 497.

Fig. 496. — Coupe transversale schématique de la tige du *Strychnos nux vomica*. — *a*, périderme et écorce ; *b*, péricycle sclérifié ; *c*, liber, s'enfonçant çà et là (*d*) dans le bois ; *f*, îlot libérien intraligneux ; *g*, bois (trois couches) ; *h*, faisceaux criblés périmédullaires (Perrot).

Fig. 497. — Coupe d'un îlot libérien intraligneux, au moment de la reprise normale d'activité de l'assise génératrice *ab*, *cd*, complétée par le raccord *bc* ; *g*, îlot libérien inclus dans le bois; *fh*, assise génératrice ancienne, d'activité épuisée ; *i*, fibres ligneuses ; *k*, parenchyme ligneux et vaisseaux. (gr. : 150) (Perrot).

pue (*abfcd*), se raccordent (en *bc*) pour reconstituer une assise cylindrique, comme à l'origine.

Ce raccordements'opère, soit par multiplication des cellules génératrices qui bordent extérieurement les cordons libériens, cellules qui iraient ainsi à la rencontre les unes des autres, soit, et plus probablement, par la différenciation de l'arc cellulaire péricyclique adossé au liber primaire, ou même par la différenciation de cellules incluses dans la portion extérieure du cordon libérien lui-même.

Toujours est-il que l'assise nouvelle (*abcd*) recommence à produire du bois et du liber sur toute sa périphérie, ce qui entraine l'englobement complet des cordons libériens dans le bois (fig. 496, *f*). Plus tard surviennent de nouveaux arrêts locaux dans la production de l'anneau ligneux, arrêts corrélatifs de nouvelles inclusions intraligneuses de liber, etc.

La portion d'assise génératrice (fig. 497, *f*) qui borde intérieurement les îlots libériens, ainsi inclus dans le bois, peut conserver temporairement sa faculté de produire du liber, ce qui provoque l'écrasement des éléments libériens vers le milieu des cordons (fig. 497, *g*).

Certaines Acanthacées et Mélastomacées offrent une anomalie analogue à celle des Strychnos.

Ajoutons que diverses Gentianacées (Gentiane...) offrent aussi des faisceaux criblés disséminés dans l'épaisseur du bois ; mais, chez ces plantes, ils proviennent directement du cloisonnement d'une ou d'un petit nombre

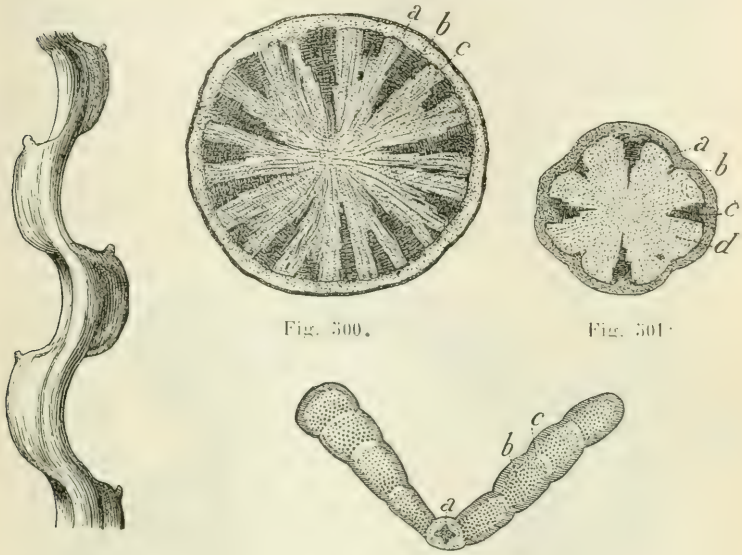


Fig. 500. Fig. 501.

Fig. 498. Fig. 499.

Fig. 498. — Profil d'un fragment de Liane du genre Bauhinie (Légumineuse cæsalpiniée) (largeur : 6 cm.).

Fig. 499. — Coupe transversale de la tige de Bauhinie. — *a*, tige jeune normale avec moelle centrale. — *bc*, expansions libéroligneuses latérales, d'origine péricyclique ; *b*, bois ; *c*, liber (grand. nat.).

Fig. 500. — Coupe transversale de la tige d'un Bignone ; *a*, écorce ; *b*, coins libériens feuilletés, en forme de gradins ; *c*, bois (grand. nat.).

Fig. 501. — Autre espèce de Bignone, à section quadrangulaire. — *a*, écorce ; *b*, début d'un coin libérien ; *c*, coins plus anciens ; *d*, bois (grand. nat.).

de cellules de parenchyme ligneux, et non d'une inclusion de liber normal dans le bois, comme chez les Strychnos.

2° Tige des Lianes, etc. — Les arrêts de développement du bois sont particulièrement marqués dans les tiges aplaties (Lianes), anguleuses ou ailées (certains *Cassia*).

Ainsi, chez divers Bauhinia (Légumineuses), la production du bois se localise de bonne heure sur deux faces opposées de l'assise génératrice, d'où résulte l'aspect rubané de la tige (fig. 498). Cette anomalie peut se compliquer, chez quelques espèces, de la formation de bandes libéroligneuses péricycliques le long des bords du ruban (fig. 499, *bc*).

Dans diverses Lianes de la famille des Bignoniacées (Bignone...), on

trouve (fig. 500, 501), comme dans les genres étudiés plus haut, des cordons feuilletés ou des lames de liber (fig. 500, *b*), plus ou moins profondément enclavés dans le bois; seulement, ils restent en continuité avec le liber périphérique, au lieu de s'isoler, comme ceux des Strychnos, à l'intérieur du bois.

Sur la section transversale, ces portions libériennes, saillantes dans le cylindre ligneux, offrent la forme de coins triangulaires, qui vont d'ordinaire en s'élargissant de dedans en dehors, à mesure que la tige s'accroît. Leur nombre est variable et il augmente souvent avec l'âge, auquel cas les entailles libériennes principales, plus anciennes, alternent irrégulièrement avec d'autres plus courtes, situées vers la périphérie du corps ligneux (fig. 501, *b*, *c*).

II. — **Déplacement partiel de l'assise génératrice.** — Dans plusieurs Lianes de la famille des Sapindacées (Paullinia...), certains fais-

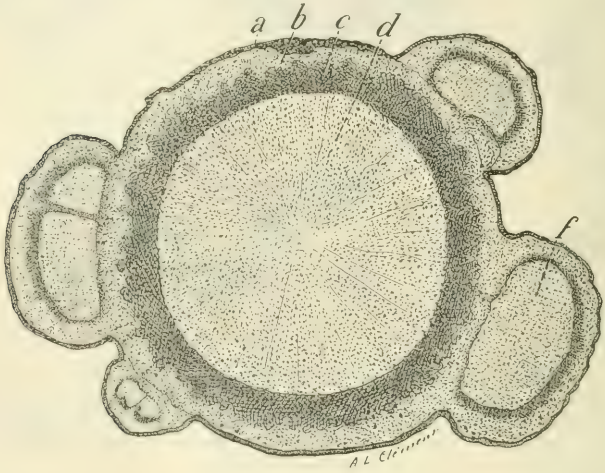


Fig. 502. — Coupe transversale d'une tige de Sapindacée. — *a*, rhytidome; *b*, écorce; *c*, liber; *d*, cylindre ligneux central; *f*, cylindres libéroligneux périphériques, d'âges divers (réduit).

ceaux primaires de la tige se trouvent situés beaucoup plus profondément que les autres et en correspondance avec les sillons longitudinaux superficiels du membre.

Or, l'assise génératrice libéroligneuse, au lieu de passer régulièrement, comme dans le cas normal, par tous les faisceaux, ce qui lui donnerait une forme des plus contournées, relie simplement entre eux les faisceaux les plus profonds, grâce à des raccords nés du cloisonnement d'une assise périphérique de la moelle : cette assise génératrice donne ensuite, à la manière ordinaire, un anneau libéroligneux, qui va régulièrement en croissant (fig. 502, *cd*).

Les faisceaux les plus extérieurs s'accroissent, eux aussi, par le jeu de l'assise génératrice comprise entre leur bois et leur liber, mais ils restent toujours bien distincts les uns des autres (*f*).

Une tige âgée de ce genre présentera donc (fig. 502) un cylindre libéro-ligneux intérieur, simulant la formation stélique d'une tige normale et, tout autour, des faisceaux isolés, en apparence corticaux.

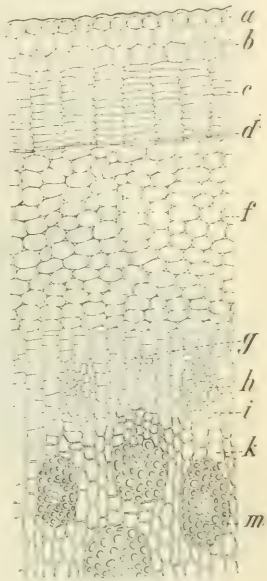


Fig. 503. — Coupe transversale de la région périphérique de la tige du *Dracæna*. — *a*, épiderme; *b*, parenchyme cortical; *c*, liège; *d*, assise génératrice péridermique: *f*, *i*, *k*, phelloderme; *g*, origine d'un faisceau surnuméraire; *h*, état plus avancé (cordon de méristème); *m*, faisceau libéroligneux secondaire différencié (liber au centre); *i*, parenchyme non encore sclérifié; *k*, parenchyme sclérifié. (Les faisceaux primaires sont plus intérieurs) (gr.: 100).

III. — Production d'assises génératrices supplémentaires. — 1° **Dragonniers et Yuques.** — Parmi les Liliacées, les Dragonniers (*Dracæna*) et les Yuques (*Yucca*), ainsi que quelques autres Monocotylédones ligneuses, épaississent leur tige, non par le jeu de l'assise génératrice normale, qui manque, comme l'on sait, à la presque totalité des Monocotylédones, mais grâce à une *assise d'origine péricyclique* (fig. 503).

Le périderme (*cdf*), chez ces plantes, prend naissance profondément, et son phelloderme parenchymateux, qui va toujours en s'épaississant, comprend de nombreuses assises de cellules (*fk*). Or, localement, une petite lame de cellules phellodermiques, dessinant sur la coupe transversale un petit arc (fig. 503, *g*), devient génératrice et donne, extérieurement à elle, un cordon de *méristème* (*h*), qualifié de *tertiaire*, puisqu'il prend naissance dans un tissu secondaire.

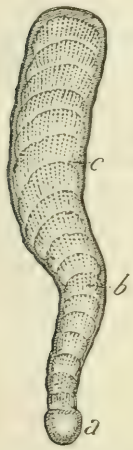


Fig. 504. — Coupe transversale de la tige-liane de *Cocculus toxicoferus*. — *a*, tige jeune normale; *bc*, bandes libéroligneuses corticales, unilatérales; *b*, bois; *c*, liber (grand. nat.).

Tous ces cordons se différencient ensuite en faisceaux libéroligneux grêles (*m*), à structure concentrique, et auxquels le parenchyme interposé, devenu scléreux, forme bientôt une gaine protectrice épaisse (*k*).

D'autres faisceaux prennent naissance de la même manière, en dehors des précédents, aux dépens de portions plus extérieures du phelloderme (*f*); en sorte qu'avec l'âge, la tige se transforme en définitive en un tronc, comme chez les Dicotylédones, mais par un mécanisme tout différent.

2° **Chénopodées.** — Parmi les Dicotylédones, les Chénopodées épaississent aussi leur tige par la production de *faisceaux péricycliques*, leur assise libéroligneuse normale n'offrant d'ailleurs qu'une

activité très limitée. C'est d'abord l'assise la plus intérieure du péricycle qui cloisonne ses cellules tangentiellement pour engendrer un méristème, lequel se différencie localement en faisceaux libéroligneux, comme précédemment. Plus tard, une assise plus extérieure de péricycle constitue pareillement un second cercle de faisceaux, et ainsi de suite.

3° Ménispermacées. Chez diverses Ménispermacées (*Cocculus*, fig. 504), la tige acquiert une apparence irrégulièrement rubanée, par suite de la production surnuméraire locale de couches libéroligneuses, aux dépens d'*assises génératrices corticales*.

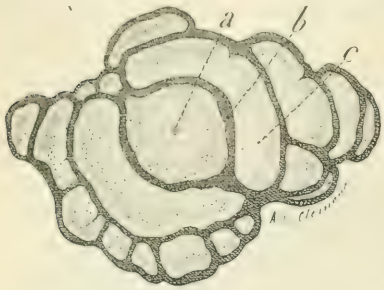


Fig. 505. — Coupe transv. d'une tige de Malpighiacée. — *a*, *b*, cylindre libéroligneux central; *b*, bandes libériennes; *c*, masses ligneuses (grand. nat.).

La première de ces assises se constitue aux dépens de l'endoderme, mais, d'ordinaire, sur une partie seulement du pourtour de la tige. Elle donne un double méristème, et par suite, une bande libéroligneuse (fig. 504, *b*).

Plus tard, c'est l'assise corticale, immédiatement extérieure au liber ainsi formé, qui devient génératrice à son tour et constitue une nouvelle bande, plus large, ou, selon le cas, un anneau libéroligneux, et ainsi de suite.

4° Malpighiacées. — Chez de nombreuses Malpighiacées, les assises génératrices surnuméraires se constituent localement dans le bois secondaire; ces *assises tertiaires* produisent ensuite chacune un cordon ou une bande de bois et de liber.

Sur la section transversale de la tige âgée (fig. 505), on distingue dès lors un ensemble de cordons ligneux (*a*, *c*), séparés les uns des autres par des bandes arquées de liber tertiaire et de parenchyme (*b*).

III. — FORMATIONS SECONDAIRES DE LA RACINE

Définition. — Les formations secondaires dans la racine naissent normalement par le même mécanisme que dans la tige, c'est-à-dire qu'elles résultent du jeu d'une *assise génératrice intralibérienne* ou *libéroligneuse* et d'une *assise génératrice extralibérienne* ou *péridermique*.

Ces deux assises se constituent dans la racine de la généralité des Dicotylédones et des Gymnospermes.

Quand des formations secondaires prennent naissance dans la racine des Monocotylédones, ce qui n'est pas rare, l'assise libéroligneuse n'y occupe jamais la situation normale (p. 359).

Enfin, chez les Cryptogames vasculaires, ces mêmes formations deviennent tout à fait exceptionnelles.

1° Position des assises génératrices. — *a*) L'*assise péridermique* (fig. 506, *b*) offre les mêmes caractères que celle de la tige. Notons seulement qu'elle s'installe très souvent dans le péricycle, ce qui entraîne la mortification et l'exfoliation

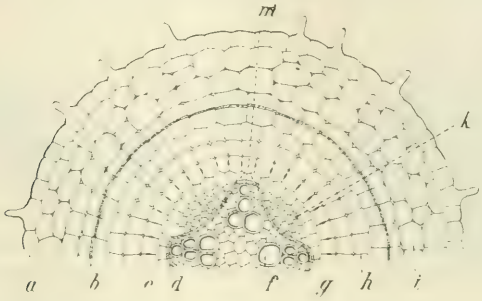


Fig. 506. — Formation des assises génératrices des tissus secondaires dans la racine. — *a*, assise pilifère ; *b*, assise génératrice péridermique, ici corticale ; *c*, endoderme ; *d*, *m*, assise génératrice libéroligneuse ; *f*, faisceau ligneux ; *g*, péricycle ; *h*, écorce interne ; *i*, écorce externe ; *k*, faisceau libérien.

de l'écorce primaire tout entière et réduit par suite la racine à son cylindre central.

Comme le périderme de la tige, celui de la racine (fig. 510, 522) forme des *lenticelles* dans son liège (p. 342).

b) L'*assise libéroligneuse* de la racine (fig. 506, *d*) doit nécessairement se constituer autrement que celle de la tige, en raison même de l'alternance des faisceaux ligneux (*f*) et libériens (*k*) ; toutefois, elle passe, comme dans la tige, en dedans et contre le liber, en dehors et contre le bois.

Sur la coupe transversale (fig. 506 et 507), elle comprend les portions suivantes : 1° l'arc cellulaire, qui borde intérieurement chaque faisceau libérien (fig. 507, *g*) ; 2° la moitié interne des cellules péricycliques, situées contre les vaisseaux ligneux les plus extérieurs (fig. 506, *m* et 507, *k*) ; à cet effet, ces cellules se dédoublent au préalable, par une cloison tangentielle ; 3° enfin des raccords entre ces portions intralibériennes et extraligneuses, nés du cloisonnement des cellules intermédiaires des rayons médullaires.

Dans son ensemble, cette assise génératrice est donc ondulée sur la section transversale ; mais comme elle ne produit

d'abord de méristème (fig. 507, *fg*) qu'au niveau des faisceaux libériens (*d*), ceux-ci se trouvent refoulés vers le dehors, et l'assise génératrice ne tarde pas à devenir régulièrement circulaire.

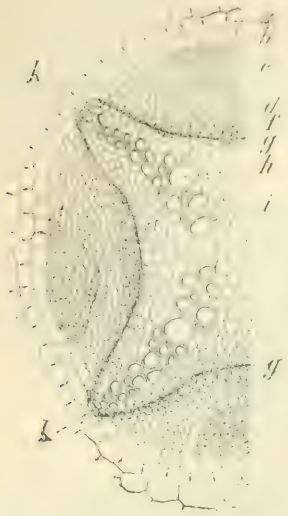


Fig. 507. — Début des formations secondaires libéroligneuses dans la racine de Fève. — *a*, endoderme ; *b*, péricycle ; *c*, fibres péricycliques ; *d*, liber primaire ; *f*, méristème libérien secondaire ; *g*, assise génératrice ; *h*, *i*, protoxylème et métaxylème ; *k*, cellules péricycliques externes, dédoublées pour donner des cellules génératrices (ombrées).

Après ce redressement, les cloisonnements se produisent sur tout le pourtour et sur chacune des faces de l'assise, comme il a été dit pour la tige (p. 338).

2° Aspect du bois et du liber secondaires. — Le double manchon de méristème, issu de l'assise génératrice du cylindre central, se différencie dans la racine de deux manières, comme dans la tige.

a) Ou bien *il se transforme sur tout le pourtour en bois et en liber secondaires* (fig. 509, *cd*), constituant de la sorte un double anneau, qui épaissit chaque année la racine (fig. 522, *g-o*). En dedans de l'anneau ligneux secondaire subsistent alors toujours, en saillie vers la moelle, les faisceaux ligneux primaires : en dehors de l'anneau libérien, plus étroit, sont de même appliqués les faisceaux libériens primaires plus ou moins écrasés, en alternance régulière avec les faisceaux ligneux (Bardane (fig. 510) ; Aunée).

b) Ou bien *le double méristème ne s'organise en bois et en liber secondaires qu'en face des faisceaux libériens primaires* (fig. 508, *g*, *i*) et reste partout ailleurs à l'état de parenchyme (*c*, *d*). Dans ce cas, la section montre des masses libéroligneuses secondaires, coiffées en dehors par le liber primaire (*k*) et séparées les unes des autres par des rayons plus ou moins larges de parenchyme conjonctif, au fond desquels, sur le pourtour de la moelle, sont restés dans leur position première les faisceaux ligneux primaires (*f*) (Courge).

Distinction de la racine et de la tige âgées. — Les faisceaux libéroligneux secondaires de la racine sont non seulement disposés

comme ceux de la tige, mais encore renferment les mêmes éléments : il n'y a entre les uns et les autres que des différences quantitatives.

C'est ainsi que les vaisseaux du bois de la racine (fig. 510, *m*) sont d'un calibre ordinairement plus large, et leurs membranes moins épaisses et moins lignifiées ; les fibres y sont plus rares ou même manquent, alors qu'elles existent en règle générale dans le bois de la tige : le parenchyme, enfin, y est plus abondant (*n*) et souvent gorgé de sucs nutritifs (Betterave, Chou, Carotte...).

Cette analogie dans la disposition des tissus secondaires des deux membres fondamentaux de la plante efface de plus en plus, à la longue,

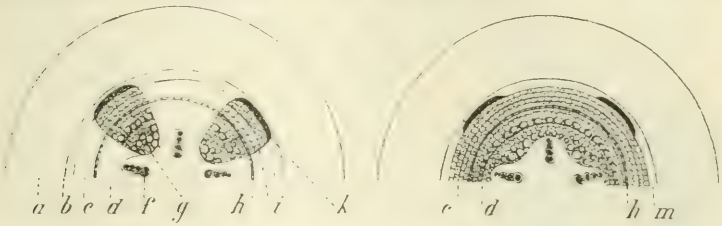


Fig. 508. Fig. 509.

Fig. 508. — Structure secondaire d'une racine de deux ans, avec masses libéroligneuses secondaires distinctes (*gi*), coiffées par le liber primaire (*k*). — *a*, écorce ; *b*, endoderme ; *c*, parenchyme libérien secondaire ; *d*, parenchyme ligneux secondaire ; *f*, faisceau ligneux primaire ; *h*, assise génératrice libéroligneuse ; *g*, bois secondaire (2 rondelles) ; *i*, liber secondaire.

Fig. 509. — Structure secondaire d'une racine de deux ans avec anneau libéroligneux continu (*cd*). — *h*, assise génératrice ; *m*, zone péricyclique.

la distinction structurale si nette de l'âge primaire (p. 272) : car les faisceaux ligneux (*q*) et libériens (*f*) primaires de la racine vont en s'éloignant les uns des autres, les faisceaux libériens étant refoulés vers l'extérieur par les formations libéroligneuses secondaires, et en outre parfois écrasés, surtout dans les espèces ligneuses, au point de ne plus se distinguer que difficilement des couches adjacentes (*g*) de liber secondaire, elles-mêmes aplaties en feuillets.

Aussi bien, le seul caractère distinctif de la racine et la tige âgées consiste-t-il dans l'*orientation des faisceaux ligneux primaires*, situés sur le pourtour de la moelle, en dedans du bois secondaire le plus ancien (fig. 508, *f*). Ces faisceaux, restés là dans leur situation originelle, se reconnaissent surtout facilement dans les racines charnues. Ils occupent le fond des rayons médullaires (fig. 510, *q*), quand les masses libéroligneuses secondaires restent distinctes, et montrent leurs petits vaisseaux, spiralés ou annelés, à leur bord extérieur, les vaisseaux plus larges et ponctués à leur bord intérieur.

Mais, lorsque la sclérification s'empare du parenchyme central, comme il arrive dans divers arbres, ces faisceaux ligneux primaires tendent à se confondre avec lui, et alors la distinction de la tige et de la racine âgées devient des plus incertaines, tout au moins sur les coupes transversales.

Formations secondaires dans les tubercules. — *a*) Parmi les

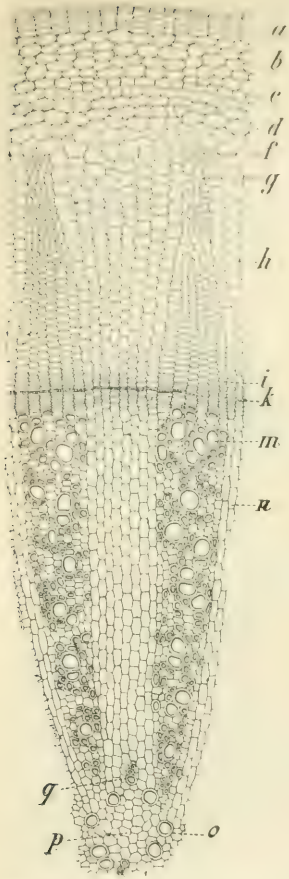


Fig. 510. — Coupe transversale de la racine de Bardane (*Lappa major*). — *a*, liège; *b*, écorce; *c*, endoderme avec 2 canaux sécréteurs; *d*, péricycle; *f*, liber primaire; *g*, début du liber secondaire; *h*, rayons de parenchyme libérien; *i*, méristème libérien, né de *k*, assise génératrice; *m*, bois secondaire; *n*, rayons de parenchyme ligneux mou; *o*, bois primaire (métaxylème); *q*, bois primaire (protoxylème); *p*, moelle (Hérail).

tubercules caulinaires de plantes dicotylédonées, il en est qui manquent entièrement de tissus secondaires. Tels sont les rhizomes annelés de l'Épiaire tubéreuse (vulg. *Crosne* du Japon) (fig. 649), qui offrent, sur le pourtour d'une moelle énorme (fig. 511, *m*), quatre faisceaux libéroligneux grêles (*b*), étalés tangentiellement; tels sont encore les tubercules du Cyclamen d'Europe, etc. Dans le tubercule du Glaïeul (fig. 513), c'est l'écorce qui prédomine.

Des formations secondaires se produisent au contraire dans les tubercules de l'Hélianthe tubéreux (Topinambour).

b) Parmi les *racines tubéreuses*, qui conservent leur structure primaire, on peut citer celles de la Ficaire; de certaines Renoncules (fig. 512). Les tubercules du Dahlia, au contraire, forment des tissus secondaires.

Ces formations secondaires se constituent d'ordinaire par le mécanisme normal précédemment étudié. Par exception, dans certains tubercules de Monocotylédones, comme celui de l'Igname de Chine (Dioscorée batate) et de quelques autres Dioscorées (Tamier), les faisceaux libéroligneux secondaires sont dus au jeu d'une assise péricyclique, comme ceux de la tige des Yuques et des Dragonniers (p. 359).

IV. — FORMATIONS SECONDAIRES DE LA FEUILLE

Dans la très grande majorité des plantes, la feuille n'offre pas d'autre structure que la structure primaire.

Quand des formations secondaires s'y produisent, c'est par le même mécanisme que dans la tige; mais leur développement, d'ailleurs très limité, ne modifie pas sensiblement l'aspect du membre, même quand la feuille est persistante.

Ainsi, il se produit quelques assises de *liège* dans les écailles protectrices des bourgeons

du Marronnier, ainsi que dans quelques feuilles normales

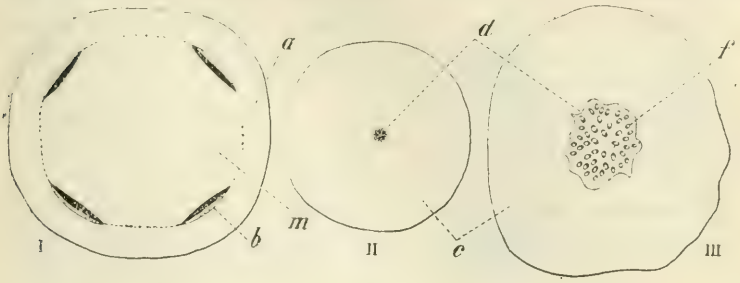


Fig. 511. Fig. 512. Fig. 513.

Fig. 511. — Coupe transv. de la partie renflée du tubercule d'Epiaire (*Stachys tuberifera*). — *a*, vaisseaux isolés ; *m*, moelle ; *b*, faisceaux libéroligneux.

Fig. 512. — Coupe transversale de la racine de Renoncule (*Ranunculus asiaticus*). — *e*, écorce ; *d*, endoderme et cylindre central très étroit, à cinq faisceaux ligneux et libériens.

Fig. 513. — Coupe transversale du tubercule caulinaire de Glaïeul (*Gladiolus gandavensis*). — *f*, nombreux faisceaux libéroligneux (Seignette).
Ces trois tubercules manquent de formations secondaires.

(fig. 516, *b*) ; parfois, un peu de bois et de liber secondaire naît

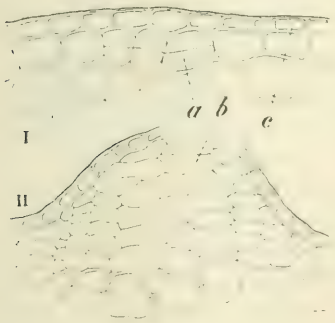


Fig. 514.

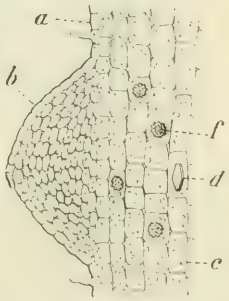


Fig. 515.

Fig. 514. — I, *a*, premières cloisons sous-épidermiques, ébauchant la future verrucosité de la feuille d'*Æschynanthus splendens* ; *c*, épiderme. — II, *b*, verrucosité subérifiée adulte et épiderme déchiré (gr. : 200) (Bachmann).

Fig. 515. — Coupe longitudinale du pétiole de Marronnier. — *a*, épiderme ; *b*, verrue brune subérifiée ; *c*, parenchyme ; *d*, prisme et *f*, oursin, d'oxalate de calcium (gr. : 150).

des cloisonnements de l'assise cellulaire interposée au bois et au liber des faisceaux.

Verrucosités subéreuses. — Une formation fréquente est

celle de petites *verrucosités subéreuses*, échelonnées le long du pétiole et rappelant les lenticelles (fig. 514 et 515). Elles procèdent des cloisonnements tangentiels d'une lame cellulaire sous-épidermique (fig. 514, I, *a*), et occasionnent souvent la déchirure de l'épiderme.

La feuille du Marronnier (fig. 515, *b*) offre de semblables productions.

Mécanisme de la chute des feuilles. — Si des formations secondaires quelque peu marquées sont exceptionnelles pendant la vie de la feuille, elles se produisent au contraire normalement, sous forme de *liège de cicatrisation*, lors de la chute automnale de ces organes.

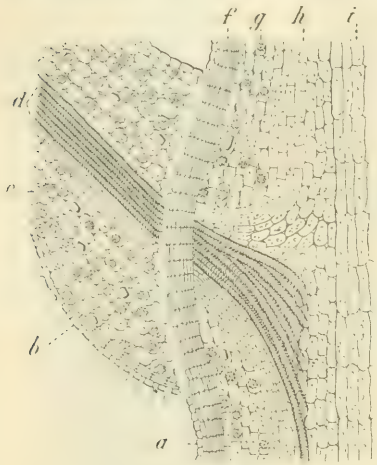


Fig. 516. — Coupe longitudinale de la tige et de la base d'une feuille de Marronnier, au moment de la chute. — *a*, épiderme de la tige et liège ; *b*, épiderme à poils simples de la feuille et couche mince de liège ; *c*, parenchyme oxalifère ; *d*, faisceau libéro-ligneux ; *fa*, liège de la cicatrice foliaire ; *gh*, écorce ; *i*, zone périphérique de la moelle.

Les cicatrices brunes (fig. 336, A, *b*) que laissent après elles sur la tige les feuilles tombées (Marronnier, Ailante) sont en effet toujours subérifiées, et le liège qui les protège provient du cloisonnement transverse de l'une des assises de cellules qui avoisinent la surface même des cicatrices (fig. 516, *fa*).

Le liège peut d'ailleurs se constituer déjà avant le détachement des feuilles (Marronnier, Peuplier).

La chute est due à la gélification des membranes de l'une des assises de la bande transverse du méristème, qui s'organise en liège à la base l'organe : à partir de ce moment, les éléments lignifiés (vaisseaux, fibres), qui seuls établissent encore la continuité entre la feuille et la tige, ne constituent plus pour l'organe qu'un soutien insuffisant, et la feuille se rompt (fig. 516).

Quand la feuille est composée, le liège de cicatrisation apparaît, non seulement à la base du pétiole principal, mais à la base des folioles. Parfois ces dernières se détachent en pre-

mier lieu, tandis que le pétiole reste encore pendant quelque temps adhérent à la tige, comme dans le Noyer, l'Ailante et parfois le Marronnier ; ailleurs au contraire, comme dans l'Acacia, la feuille entière tombe du même coup.

Remarquons que les feuilles ne se détachent pas toujours au ras de la tige. Chez les Palmiers, par exemple, c'est en effet aux bases persistantes des pétioles que la tige doit son apparence hérissée.

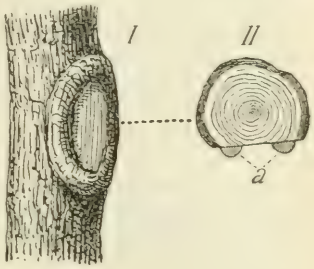


Fig. 517. — Bourrelet cicatriciel du Chêne, né à la suite de la section d'une branche. — I, de face. — II, coupe transversale; *a*, bourrelet.

Cicatrisation des blessures. — Toute section (bouture, élaguage des branches d'arbres...), plus généralement toute blessure, faite à la plante, se cicatrise par une production de liège, comme les traces foliaires superficielles.

Le méristème qui lui donne naissance est surtout engendré activement au niveau des assises génératrices mises à nu (fig. 517, *a*) : les cellules

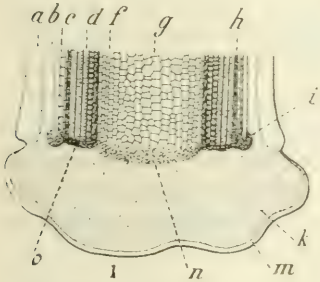


Fig. 518.

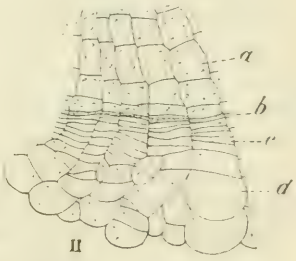


Fig. 519.

Fig. 518. — Bourrelet cicatriciel d'une bouture d'*Hibiscus reginæ*, de 32 jours. — *a*, écorce; *b*, péricycle; *c*, liber; *d*, bois; *f*, zone périmédullaire; *g*, moelle; *h*, assise génératrice libéroligneuse; *i*, *n*, *o*, bourrelets spéciaux du liber, de la moelle et du bois; *k*, parenchyme du bourrelet définitif; *m*, liège.

Fig. 519. — Formation du liège sous la surface du bourrelet précédent. — *a*, parenchyme du bourrelet; *b*, assise génératrice; *c*, liège; *d*, cellules superficielles du bourrelet.

vivantes superficielles de la plaie s'allongent et se cloisonnent à diverses reprises, et le méristème s'épaissit parfois au point de former un renflement parenchymateux très apparent, qualifié de *bourrelet cicatriciel* (fig. 518, *k*). C'est ensuite sous la surface du bourrelet (fig. 518, *m* et 519, *c*) que se différencie le liège.

Le bourrelet cicatriciel acquiert un développement des plus marqués

dans divers arbres : lorsque, par exemple, on détache du tronc d'un Hêtre une bande cortico-libérienne étroite, un bourrelet renflé, issu des bords de la plaie, s'avance peu à peu vers le centre et bientôt ferme entièrement l'excavation.

L'élagage des grosses branches des arbres (Chêne, Orme... ne donne lieu d'ordinaire qu'à un bourrelet annulaire (fig. 517) ; rarement il arrive à couvrir et à cicatriser la plaie entière.

Une décortication annulaire (voy. *Sève*) entraine la formation d'un bourrelet tout autour de la lèvre supérieure de la plaie, à cause de l'afflux, en cette région, de sève nourricière descendante, qui y stimule la multiplication cellulaire. La lèvre inférieure, elle, différencie simplement quelques assises de liège, ce qui ne modifie pas sensiblement sa forme.

On verra plus loin dans la *greffe* (p. 470) un autre exemple de bourrelet cicatriciel.

V. — APPLICATIONS DE L'ÉTUDE ANATOMIQUE DE LA PLANTE A LA CLASSIFICATION VÉGÉTALE

Caractères morphologiques ; caractères anatomiques. — La connaissance de la structure des végétaux révèle divers caractères, de nature à intervenir utilement, par leur constance, dans la classification botanique.

Il convient, en effet, dans l'établissement des groupements taxonomiques, d'associer les *caractères anatomiques*, maintenant mieux connus, aux caractères purement extérieurs, qui, jusqu'ici, ont presque exclusivement servi de base à ce travail. Non seulement ces caractères de structure sont appelés à corriger ce que les classifications purement morphologiques peuvent avoir de trop absolu, mais ils conduisent parfois logiquement à d'autres groupements.

Or, c'est de la combinaison équitable des caractères morphologiques et anatomiques que doit découler la place rationnelle d'une plante dans le système général de la classification.

Il n'est pas jusqu'aux particularités physiologiques qui ne puissent être prises en considération ; mais leur emploi reste très limité, en raison même de ce que les phénomènes physiologiques sont susceptibles de profonds changements, dans une seule et même plante (voy. *Levures*, *Bactéries*), selon les conditions de milieu dans lesquelles cette plante se trouve actuellement placée.

Caractères anatomiques tirés de l'appareil sécréteur, etc. — De tous les appareils organiques, l'appareil sécréteur est

celui qui se trouve le plus souvent appelé à fournir des caractères taxonomiques, et même des caractères prépondérants, qui, à eux seuls, peuvent décider de la place que doit occuper la plante considérée dans le système général.

Ces caractères sont en effet assez constants pour permettre, dans de nombreux cas, de reconnaître, à l'examen micros-

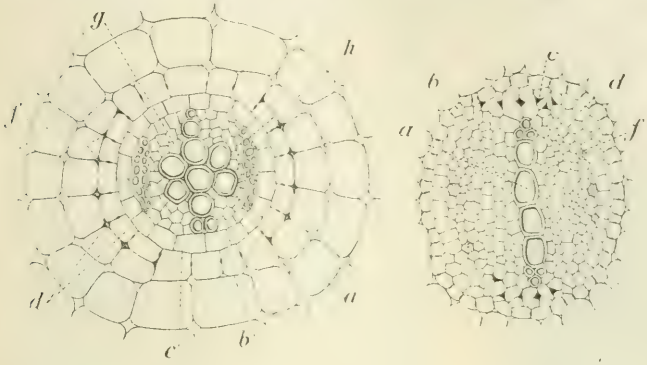


Fig. 520. Fig. 521.

Fig. 520. — Coupe transversale du cylindre central d'une racine de *Tagetes erecta* (Composée radiée). — *a*, avant-dernière assise de l'écorce ; *b*, endoderme simple, avec cadres subérifiés ; *c*, péricycle ; *d*, endoderme dédoublé, en face du liber, pour constituer les canaux sécréteurs *f*; *g*, les deux faisceaux ligneux, unis au centre ; *h*, faisceau libérien (van Tieghem).

Fig. 521. — Coupe transversale du cylindre central d'une racine jeune d'Héliosciade (*Heliosciadium nodiflorum*). — *a*, les deux faisceaux ligneux, unis en bande diamétrale ; *b*, endoderme ; *d*, péricycle ; *c*, *f*, canaux sécréteurs péricycliques (en noir, la cavité avec l'essence) (Gérard).

copique, une plante dont on n'a que des fragments végétatifs, insuffisants pour une diagnose purement morphologique.

a) Par exemple, la racine primaire des *Ombellifères* (Persil, Angélique) est pourvue de *canaux sécréteurs exclusivement péricycliques* (fig. 521, *c*), situés en nombre variable en face des faisceaux ligneux (*a*) ; il s'en constitue ensuite d'autres dans le liber secondaire.

b) Dans les *Composées radiées* (Marguerite, Seneçon, Arnica) et les *Composées tubuliflores* (Bleuet, Artichaut), c'est au contraire *aux dépens de cellules endodermiques dédoublées*, par simple écartement aux angles, que se constituent les canaux à huile essentielle (fig. 520, *f* et 510, *c*).

c) Les *Conifères* de la tribu des *Cédrées* (Sapin, Cèdre, Tsuge) offrent, *dans l'axe même de leur jeune racine, un canal*

sécréteur, d'ailleurs unique ; au contraire, les *Pinées* (Pin, Mélèze, Epicéa) renferment un canal sécréteur *dans le péricycle*, en face de chaque faisceau ligneux primaire (fig. 311, *g*), enclavé dans la bifurcation en Y (*métaxylème*) de ce dernier. La distinction de ces deux tribus d'arbres résineux est donc rendue possible par le seul examen d'une coupe de racine.

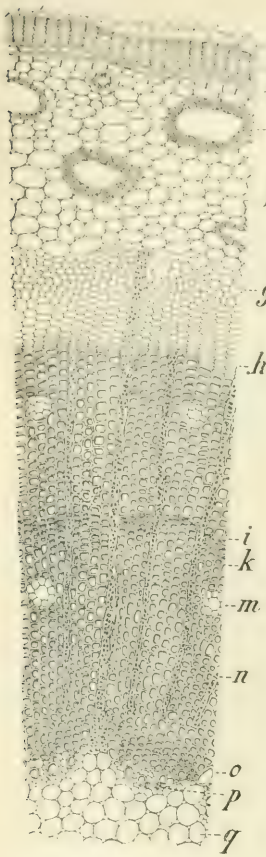


Fig. 522. — Coupe transversale d'une tige de Pin. — *a*, parenchyme cortical externe ; *b*, liège ; *c*, collenchyme ; *d*, canal sécréteur ; *f*, écorce ; *g*, liber ; *h*, zone génératrice et méristème libérien ; *hi*, *io*, bois secondaire de deux années ; *ik*, bois d'automne ; *ko*, bois de printemps ; *m*, canal sécréteur ; *n*, rayon médullaire unisérié, avec grains d'amidon ; *p*, bois primaire ; *q*, moelle (gross. : 100).

d) Le bois secondaire des Conifères de la tribu des Pinées renferme, dans chaque couche ligneuse annuelle de la tige, un cercle de canaux oléorésineux (fig. 522, *m*) ; ces canaux manquent aux autres Conifères, à un Sapin, par exemple.

f) Les oléorésines des *Térébinthacées*, comme l'encens des *Boswellia*, la myrrhe des *Balsamea*, le mastic du Lentisque, la térébenthine de Chio du Térébinthe, sont sécrétées par des *canaux disséminés dans le liber* (fig. 524, *f*), et parfois exclusivement localisés dans cette région. Cette répartition de l'appareil sécréteur a permis de séparer ou de rattacher à la famille divers genres dont la place était jusque-là douteuse.

Parfois, les Térébinthacées offrent, indépendamment de leurs canaux sécréteurs libériens, d'autres canaux sécréteurs libériens, d'autres canaux situés en dehors du liber, dans le parenchyme péricyclique ou cortical (Pistacier) ; mais on n'en rencontre jamais dans le bois, et rarement dans la moelle (*m*).

g) Le *bois des Conifères* en général (fig. 522 et 523) se reconnaît à ce qu'il est exclusivement composé de *vaisseaux fermés aréolés* (fig. 525 et page 215) et de paren-

chyme des rayons : les rayons médullaires ne sont parfois formés que d'un seul rang de cellules (Pin, fig. 522, *n*).

La plante, une fois déterminée comme Conifère par le bois, on arrive au genre par la considération des canaux sécréteurs, etc.

h) Dans les *Fougères*, les *vaisseaux* de la tige, observés sur une coupe longitudinale, se montrent nettement *scala-*

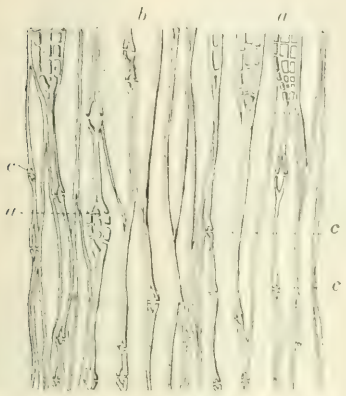


Fig. 523.

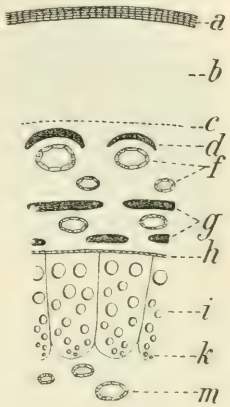


Fig. 524.

Fig. 523. — Coupe longitudinale tangentielle du bois de la tige du Sapin. — *a*, *a*, rayons médullaires, de diverse hauteur ; *b*, vaisseaux aréolés formant le reste du bois ; *c*, *c*, ponctuations aréolées (De Lanessan).

Fig. 524. — Coupe transversale schématique de la tige de *Poupartia borbonica*. — *a*, liège ; *b*, écorce ; *c*, endoderme ; *d*, arcs de fibres péricycliques ; *f*, canaux sécréteurs libériens ; *g*, strates de fibres libériennes ; *h*, assise génératrice libéroligneuse ; *i*, bois secondaire ; *k*, bois primaire ; *n*, canaux sécréteurs médullaires (Jadin).

riformes (fig. 279) : la *polystélie* (p. 285), très fréquente dans ce groupe, fournit un autre caractère.

i) L'écorce du *Cannellier de Ceylan* (*Cinnamomum Zeylanicum*) se distingue de celle dite *cannelle de Chine* (*C. Cassia*), de qualité inférieure à la précédente, non seulement par l'aspect extérieur, mais par la *disposition du sclérenchyme péricyclique* : les fibres forment, en effet, une couche continue et compacte dans la cannelle de Ceylan, et, au contraire, une couche irrégulière, presque dissociée par places, dans la cannelle de Chine.

On pourrait montrer, par d'autres exemples que les précédents, que l'anatomie permet de distinguer non seulement

la famille ou la tribu à laquelle une plante appartient, mais encore les diverses espèces d'un même genre, notamment celles nombreuses du genre Sapin.

Indépendamment du tissu sécréteur, s'il existe, il y a lieu

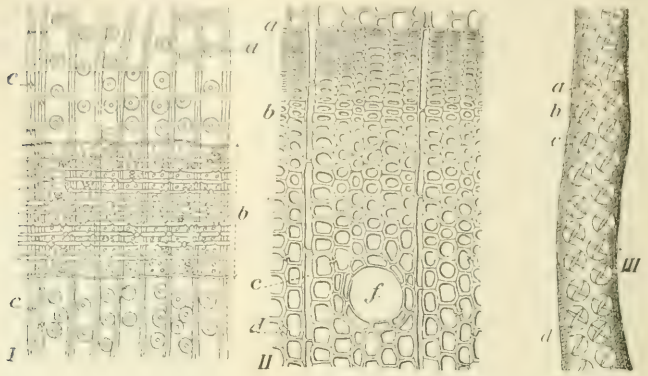


Fig. 525. — Bois du Sapin (*Abies*). — I, coupe longitudinale radiale; *a*, bois de printemps d'une rondelle annuelle, avec grosses ponctuations aréolées sur les faces radiales; *c*, bois d'automne, à vaisseaux plus étroits, pourvus de petites ponctuations aréolées sur les faces tangentielles ; *b*, rayon médullaire avec ponctuations simples. — II, coupe transversale ; *ab*, bois d'automne (vaisseaux aréolés étroits ; *bd*, partie du bois de printemps de la même année (vaisseaux aréolés larges) ; *f*, canal sécréteur; *c*, rayons médullaires unisériés, amylifères (Hartig). — III, vaisseau aréolé de *Cycas revoluta* : *a*, *c*, ponctuations aréolées croisées; *a*, *b*, ouvertures interne et externe de deux ponctuations contiguës ; *c*, aréole intermédiaire ; *d*, ponctuations à ouvertures non croisées (gr. : 200).

de faire intervenir encore, dans la diagnose anatomique, le plus ou moins grand développement du sclérenchyme, celui de l'exoderme, le nombre des poils, la forme du parenchyme dans les feuilles, la présence ou l'absence de cristaux d'oxalate de calcium, etc.

CHAPITRE V

INFLUENCE DU MILIEU SUR LA PLANTE

Jusqu'ici nous avons considéré les trois membres de la plante dans leur conformation et leur structure normales.

Il y a lieu de se demander maintenant si, en dehors du type habituel d'organisation, la plante, douée en cela de plasticité, est capable de s'adapter aux changements qui peuvent survenir dans le milieu ambiant, et, cela étant, de rechercher dans quelle mesure les impressions extérieures modifient l'aspect et la structure du corps.

Plasticité de la plante. — L'importance des transformations réalisées dans l'organisme végétal dépend du *degré de plasticité* ou d'*adaptivité* de la plante : or, le développement de cette propriété varie beaucoup avec les espèces. Tandis, en effet, que certaines espèces obéissent nettement aux impulsions extérieures, d'autres y demeurent insensibles et traduisent par là leur *inadaptivité actuelle* (p. 379). La variation organique dépend tout naturellement aussi de l'étendue du changement, survenu dans les conditions d'existence.

Dans une plante donnée, l'adaptivité est très inégale pour les divers tissus. Ainsi, le stéréome (fig. 538, I, *a*) peut se réduire, sous l'influence du passage de la vie aérienne ou terrestre à la vie aquatique, au point de disparaître à peu près entièrement (IV) ; le tissu sécréteur (*b*), au contraire, conserve une remarquable fixité. En aucun cas, un changement de milieu n'entraîne la disparition d'un canal sécréteur ; d'où l'on peut conclure que l'apparition des éléments sécréteurs au sein de la plante est essentiellement liée à des *causes internes*, par exemple d'ordre nutritif, et non à des conditions d'ambiance.

Nous considérons plus spécialement dans ce Chapitre l'influence des milieux pondérables sur la plante. L'action des forces cosmiques (pesanteur, lumière...) découlera de l'étude générale de la croissance (p. 428).

Méthodes. — On étudie l'action des milieux par deux méthodes, qui se complètent l'une et l'autre.

a) D'une part, on compare entre elles les diverses portions d'un seul et même membre, qui végètent dans des milieux différents, par exemple la tige aérienne et la tige souterraine d'une plante, ou bien la portion supérieure aérienne et la portion inférieure submergée d'une même tige : c'est la *méthode comparative*.

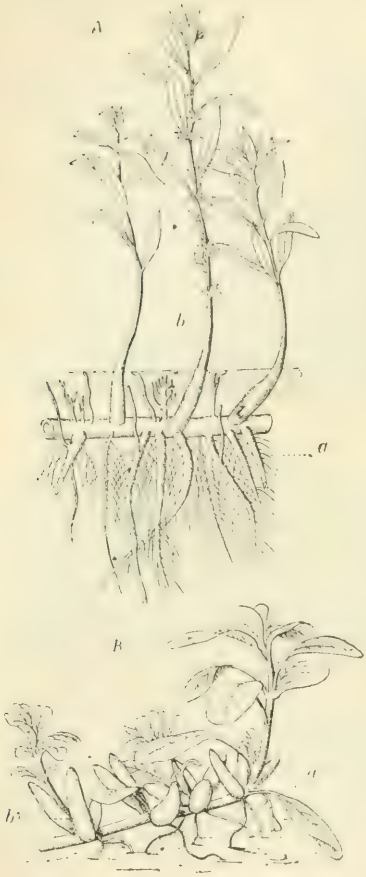


Fig. 526. — A, *Jussiæa Peruviana;* B, *Jussiæa repens;* plantes aquatiques. — *a*, racines normales, dirigées de haut en bas et fixées dans la vase; *b*, *racines aérifères*, à lacunes très développées, et en outre dirigées de bas en haut (rameuses en A, simples et très boursouflées en B) *Voy. aussi* fig. 533 (Schenk).

b) D'autre part, on modifie expérimentalement les conditions d'existence d'une plante donnée, en rendant par exemple aquatique une plante normalement terrestre, et l'on recherche ensuite les modifications survenues : c'est la *méthode expérimentale*. Seule, cette méthode permet d'affirmer qu'une modification organique, directement observée d'après la première méthode, est bien l'effet du changement de milieu ; car cette même modification pourrait admettre une cause interne, d'ordre purement physiologique, telle, par exemple, que l'adaptation à une fonction spéciale.

Les deux méthodes conduisent d'ailleurs aux mêmes résultats essentiels.

1. Racine. — 1° Influence de l'humidité. — La forme générale d'une racine terrestre, éprouve d'ordinaire de profondes modifications, lors-

qu'elle est soumise à la sécheresse ou à l'humidité prolongées.

Une racine pivotante en sol sec ou faiblement pourvu d'eau, peut devenir fasciculée en sol humide (Sarrasin, Radis).

Dans le Sarrasin, par exemple, le pivot qui atteint environ 20 centimètres en sol sec, est presque atrophié en terre humide, faute d'oxygène ; par contre, les radicelles acquièrent un remarquable développement, et la racine entière tend à

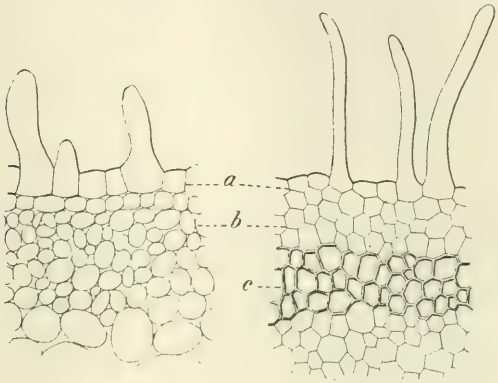


Fig. 527. Fig. 528.

Fig. 527. — Ecorce de la racine souterraine de *Chamerops excelsa*.

Fig. 528. — Ecorce d'une racine aérienne. — *a*, assise pilifère ; *b*, parenchyme cortical normal, polyédrique à droite, lacuneux à gauche ; *c*, parenchyme scléreux, manquant à la racine souterraine (Costantin).

se maintenir à la surface du sol, où elle respire plus librement.

D'une manière générale, l'humidité amène les plus fortes radicelles à ramper à proximité de la surface (Chanvre, Topinambour) et à constituer les *racines traçantes*, propres aux plantes des marécages : l'hydrotropisme (p. 456), qui tend à relever la racine, est alors plus puissant que le géotropisme, qui tend à la faire descendre (p. 429).

L'influence de l'eau sur la ramification de la racine est très nette dans les arbres qui croissent au bord des eaux courantes (Aulne) : leurs grosses racines émettent dans l'eau de longues touffes de radicelles rouges.

En somme, le séjour des racines dans une eau aérée a pour effet d'accélérer leur allongement, ce que l'on vérifie facilement avec des plantules de Fève, de Lupin, de Graminées, etc., germant en solution nutritive.

2° Influence du sol sur la structure des racines aériennes. — La famille des Orchidées renferme diverses espèces épiphytes, à racines aériennes (Vanille, Vande).

Ces racines sont pourvues de chlorophylle dans le parenchyme sous-jacent au voile (fig. 304, *c*); mais il suffit de les couvrir de terre pour les amener à se décolorer et à ne plus produire, faute de lumière, que des radicelles incolores.

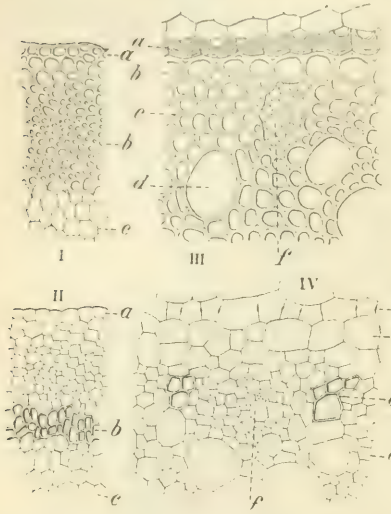


Fig. 529 à 532. — Racine de *Phœnix dactylifera*. — I, coupe transversale de l'écorce de la racine aérienne. — II, même région de la racine souterraine; *a*, assise pilifère; *b*, sclérenchyme cortical, réduit en II; *c*, parenchyme cortical. — III, coupe transversale de la portion périphérique du cylindre central de la racine aérienne. — IV, même région de la racine souterraine; *a*, endoderme (épaissi en fer à cheval, en haut; avec cadres subérifiés, en bas); *b*, péricycle; *c*, parenchyme conjonctif (sclérifié en haut, normal en bas); *d*, vaisseaux; *f*, faisceau libérien (Costantin).

Dans ces dernières, on constate que l'*écorce* devient beaucoup *plus épaisse* qu'à la lumière, non par multiplication, mais par simple extension des cellules. C'est là un effet de la diminution d'intensité de la transpiration; car il en résulte un accroissement de turgescence cellulaire (p. 397).

A l'obscurité, dans une atmosphère humide, le même épaississement s'observe à la longue, quoique moins marqué (plantules de Lupin).

Au contact de la terre, la racine aérienne *diminue son appareil de soutien* (fig. 529, II, IV), ainsi que le nombre de ses vaisseaux.

Dans le Chamerops (*Ch. excelsa*), par exemple, les racines qui viennent à sortir de terre (fig. 528) renferment dans leur écorce une zone de cellules épaissies (*c*), qui manque aux racines terrestres (fig. 527).

La racine aérienne et la racine terrestre du Phœnix (fig. 529) montrent des différences plus marquées encore : ni l'endoderme (III, IV, *a*), ni le parenchyme du cylindre central (*c*) ne sont épaissis dans la racine souterraine.

D'accord avec ce qui vient d'être dit, les racines adventives aériennes ou *crampons* du Lierre (fig. 293) offrent une écorce moins épaisse, un cylindre central plus large et un plus grand nombre de fibres que la racine terrestre. De même encore, dans une Courge, le bois secondaire est plus étendu dans une racine développée à l'air que dans la racine normale.

3° Influence de l'eau sur la structure de la racine. — *a*) La racine des plantes aquatiques (fig. 303) est remarquable par

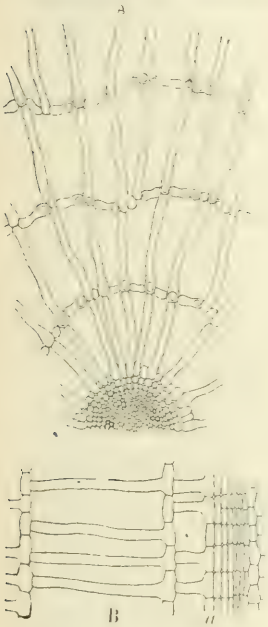


Fig. 533.

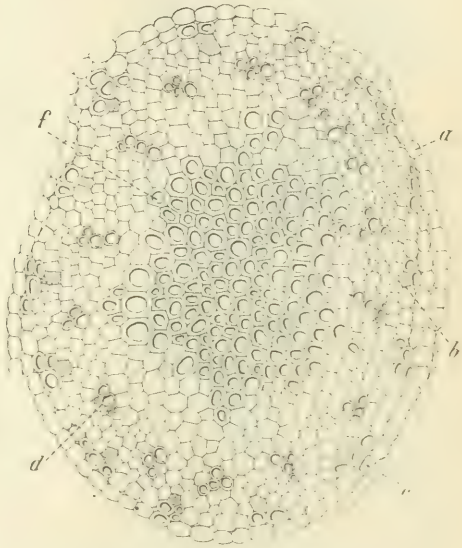


Fig. 534.

Fig. 533. — A, coupe transversale de l'écorce interne, très lacuneuse (*aérenchyme*), et du cylindre central, peu différencié, d'une racine de *Jussiæa*, plante aquatique. — B, coupe longitudinale d'une partie de l'écorce ; *a*, portion périphérique du cylindre central, à éléments étroits, sans vaisseaux bien différenciés (Schenk).

Fig. 534. — Coupe transversale du cylindre central de la racine de *Posidonia Caulini* (Monocot. marine). — *a*, endoderme ; *b*, tube criblé isolé ; *c*, cellules sclérifiées, qui l'accompagnent ; *d*, faisceaux ligneux (2-5 vaisseaux) ; *f*, moelle entièrement lignifiée (Sauvageau).

le grand développement des lacunes de l'écorce et de la moelle, par le rétrécissement du cylindre central, la diminution du nombre des vaisseaux, l'atrophie du stéréome. C'est ce que l'on constate nettement dans les racines submergées du Peu-

plier, de l'Aulne, etc., qui ont, par exemple, près de moitié moins de vaisseaux que les racines terrestres.

Les lacunes corticales sont relativement énormes dans les courtes racines dressées des *Jussiæa* (fig. 526, *b*), qui représentent de véritables réservoirs d'air (fig. 533).

L'Elodée, la Naïade (fig. 535), la Lentille d'eau (*Lemna*, fig. 295) montrent nettement aussi la grande simplicité de structure des racines aquatiques.

Dans la Naïade (fig. 536), le cylindre central comprend 1 ou 2 vaisseaux axiles (*c*), à membrane mince et non lignifiée,

Fig. 535.

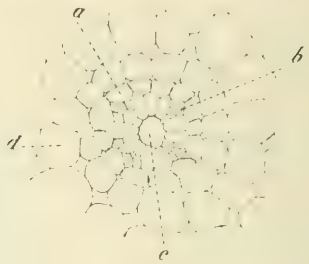


Fig. 536.

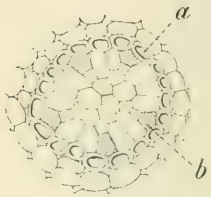


Fig. 537.

Fig. 535. — Rameau de Naïade (*Naias major*) (gr. nat.).

Fig. 536. — Coupe transversale du cylindre central de la racine de Naïade (*Naias minor*). — *a*, endoderme ; *b*, tubes criblés avec 1-3 petites cellules annexes ; *c*, vaisseau axile unique ; *d*, parenchyme cortical lacuneux (Sauvageau).

Fig. 537. — Coupe transversale du cylindre central de la racine de Zostère (*Zostera marina*). — *a*, endoderme sclérenx ; *b*, tubes criblés isolés ; au centre, parenchyme inerte, sans vaisseaux proprement dits (Sauvageau).

et une assise (*Naias minor*), parfois plusieurs (*N. major*)], de cellules alternes avec celles de l'endoderme (*a*) ; çà et là, dans ce parenchyme, on rencontre un tube criblé (*b*), accompagné de quelques cellules annexes.

La racine de la Lentille d'eau n'offre non plus qu'une seule assise de cellules, autour d'une lacune vasculaire centrale ;

celle des Zostères (fig. 537) renferme un groupe axile de cellules vasculaires, vides de protoplasme.

Enfin, dans l'Élodée, le cylindre central ne consiste qu'en deux assises de parenchyme, disposées autour de la lacune vasculaire axile.

b) En ce qui concerne les *racines aériennes* ou *terrestres, devenues aquatiques*, voici quelques résultats.

Les racines aériennes de Philodendre (fig. 538, I) offrent dans leur écorce des canaux sécréteurs, entourés d'un anneau de sclérenchyme fibreux; or, ces fibres manquent entièrement aux racines submergées de nouvelle formation (IV). Par contre, les canaux sécréteurs y subsistent intacts.

La racine souterraine du Bident renferme une moelle sans lacunes et lignifiée; la racine aquatique est au contraire creusée d'une lacune centrale, et le conjonctif dépourvu de lignification.

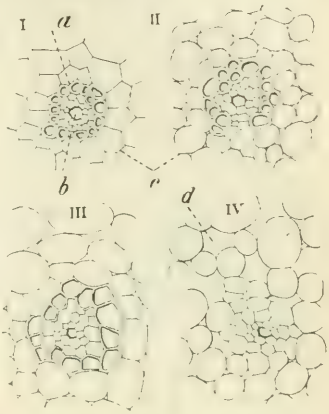


Fig. 538. — Canaux sécréteurs de la racine de *Philodendron Siemsi*. — I, racine aérienne. — II, III, racine souterraine. — IV, racine aquatique. — *a*, anneau de sclérenchyme; *b*, lumière du canal sécréteur; *c*, parenchyme cortical (très lacuneux en *d*) (Costantin).

Cas de stéréome persistant. — Par exception, *certaines racines franchement aquatiques restent pourvues d'un stéréome bien développé.*

Ainsi, la Zostère marine offre un exoderme et un endoderme à membranes fortement épaissies (fig. 537, *a*), lignifiées dans leur portion moyenne, mais cellulosiques dans la lame interne ; on remarque, en outre, dans cette racine un collenchyme sous-exodermique.

La Posidonie (*Posidonia Caulini*), autre Monocotylédone marine (fig. 534), renferme, sous son assise pilifère, une couche de plusieurs assises de sclérenchyme, qui enveloppe un parenchyme mou beaucoup plus développé, parsemé de cellules sécrétrices ; en outre, la moelle (*f*) est entièrement et fortement sclérifiée.

La présence, dans une racine aquatique, d'un stéréome aussi puissant que celui des Posidonies et autres Zostérées paraît liée à une bonne fixation de la plante au sol marin, sans cesse battu par les flots ; mais comme des espèces voisines, vivant côte à côte dans la mer, se montrent très inégalement pourvues d'éléments de soutien, on est amené à interpréter le grand développement du système mécanique comme une marque d'*inadaptivité actuelle* des espèces correspondantes, sans toutefois qu'il soit possible de dire dans quelles conditions de milieu (sol

marin émergé?...) la structure stable qui les caractérise aujourd'hui a pu se constituer.

2. — Tige. — Par plus d'un point, les modifications qu'éprouve la tige sous l'action des milieux rappellent celles qui viennent d'être indiquées pour la racine.

1° Tige aquatique et aérienne d'une même plante. — Dans diverses plantes aquatiques (Cresson, Myosotis), la tige offre une portion submergée et une autre aérienne.

Dans la première, les stomates manquent, et les corps chlorophylliens sont nombreux et nets dans les cellules épi-

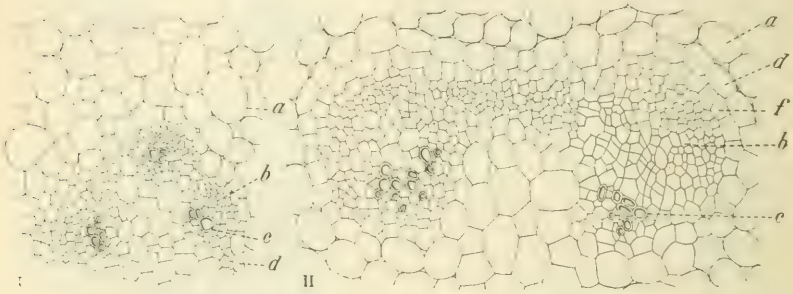


Fig. 539. Fig. 540.

Fig. 539. — Coupe transversale de la tige aquatique du Cresson (*Nasturtium officinale*). — *a*, parenchyme cortical lacuneux; *b*, *c*, faisceau libéroligneux (peu de vaisseaux); *d*, endoderme.

Fig. 540. — Coupe de la tige aérienne de la même plante. — *f*, péricycle; les vaisseaux *c* sont ici plus nombreux (Costantin).

dermiques : les lacunes du parenchyme (fig. 539, *a*) y sont toujours plus développées que dans la portion aérienne (fig. 540) : enfin l'endoderme (*d*) montre plus nettement ses cadres subérifiés : ceux-ci peuvent même manquer dans la tige aérienne.

Dans le cylindre central, la vie aquatique diminue le nombre des vaisseaux, sans cependant jamais les faire disparaître entièrement, comme c'est parfois le cas pour la racine. Ainsi, la partie aérienne d'une tige de Cresson a montré en tout 57 vaisseaux, tandis que la partie submergée n'en renfermait que 18, par contre plus larges.

Le milieu aquatique *diminue* aussi *le stéréome* de la tige, *sauf chez quelques plantes franchement marines*, comme il a été dit pour la racine, où il reste fort développé, peut-être par suite d'épuisement de la plasticité naturelle.

Dans la Cymodocée ciliée (Monocotylédone marine), par exemple, toute la portion interne de l'écorce (fig. 541, *g*), y compris l'endoderme, ainsi qu'une couche de parenchyme plus superficiel (*c*), lignifient toujours fortement leurs membranes.

Le cylindre central de cette même plante offre une simple lacune vascu-

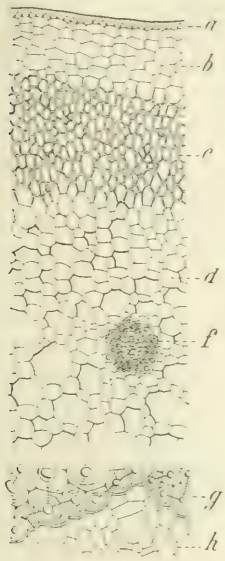


Fig. 541

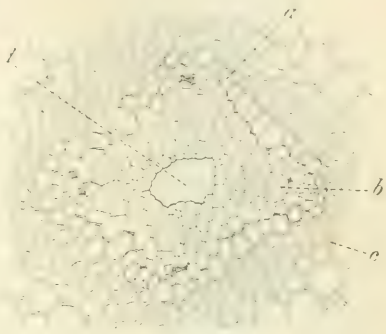


Fig. 542.

Fig. 541. — Coupe transversale de tige de Cymodocée ciliée. — *a*, épiderme, à petites cellules; — *b*, *d*, portions parenchymateuses de l'écorce; *c*, anneau scléreux externe; *f*, méristèle corticale avec gaine scléreuse, allant à une feuille; *g*, portion interne de l'anneau de sclérenchyme intérieur, limité par l'endoderme (*g*); *h*, début du cylindre central (gr. : *af*, 80; *gh*, 200) (Sauvageau).

Fig. 542. — Coupe transversale du cylindre central de la tige de *Cymodocea æquorea*. — *a*, endoderme; *b*, tubes criblés des quatre faisceaux libériens; *c*, parenchyme cortical interne, à membranes épaissies; *d*, lacune vasculaire axile (gr. : 180) (Sauvageau).

laire axile (fig. 542, *d*), et, tout autour, dans le parenchyme, quelques groupes de tubes criblés (*b*).

2° Tige aquatique et tige terrestre d'une plante. — Comparons maintenant une tige normalement submergée à la même tige enfouie dans le sol (fig. 543, 544), et nous trouverons, pour cette dernière, les *caractères propres aux rhizomes*, savoir : stomates peu nombreux, subérification précoce des assises périphériques, donnant à l'organe sa teinte brune : épaississement sensible de l'écorce et du cylindre central ; cadres endodermiques plus visibles ; système vasculaire plus développé : diminution des lacunes et du stéréome.

Dans la tige aquatique de l'Hélosciadie inondée, par exemple, on trouve des faisceaux de collenchyme en face des faisceaux vasculaires (fig. 544, *b*) : or, ce tissu manque à la portion souterraine de la tige (fig. 543), qui fait suite à la précédente.

Une réduction du stéréome survient aussi dans les tiges aériennes maintenues en terre. Dans une tige aérienne qui vient à être submergée, on constate surtout une diminution

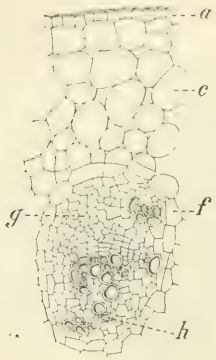


Fig. 543.

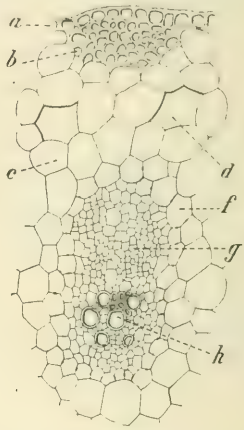


Fig. 544.

Fig. 543. — Coupe transversale de la tige souterraine de l'Hélosciadie inondée. — *a*, épiderme; *c*, parenchyme cortical lacuneux; *f*, endoderme; *g*, liber (à droite, un fascicule de vaisseaux); *h*, bois.

Fig. 544. — Coupe transversale de la tige aquatique de la même plante. — *b*, collenchyme; *d*, lacunes. (Comparer à la figure précédente) (Costantin).

du nombre des vaisseaux, et cette diminution est de plus de moitié pour les nouvelles pousses du Haricot et de la Fève.

Remarquons que lorsqu'une plante, normalement submergée en eau peu profonde, vient à élever sa tige au-dessus du niveau de l'eau, par exemple au moment de la floraison, la structure de la partie aérienne, qui est normale, ne diffère pas sensiblement de celle de la partie submergée (Renouée aquatique) ; mais l'action dégradante de l'eau (disparition du stéréome et des vaisseaux) se manifeste nettement, lorsqu'on oblige la plante à végéter en eau profonde.

3. — Feuille. — Considérons spécialement l'influence du milieu aquatique sur la feuille.

1° Forme de la feuille aquatique. — Les feuilles submergées

des plantes aquatiques sont généralement minces et transparentes, d'un vert clair, et tantôt allongées en rubans (Vallisnérie, Alisma, fig. 547), tantôt profondément divisées et filamenteuses (Renoncule flottante, Œnanthe, fig. 549).

Ces caractères sont des plus frappants dans les individus en partie submergés et en partie aériens.

La Renoncule aquatique, par exemple (fig. 436), a des feuilles nageantes ou même tout à fait aériennes, et d'autres entièrement submergées : or, les premières offrent un limbe large et lobé, tandis que les secondes sont laciniées et réduites aux nervures, ce qui en fait des feuilles *absorbantes* (p. 312).

L'Œnanthe (fig. 548, 549), le Cabombe (fig. 545) offrent de même deux formes bien distinctes de feuilles.

Si l'on vient à submerger entièrement un plant de Renoncule aquatique en eau profonde, les feuilles nouvellement formées produisent un limbe de plus en plus découpé et finissent par être toutes laciniées.

Fig. 545. — Rameau florifère de Cabombe (*Cabomba*) avec feuilles découpées (submergées) et feuilles à limbe arrondi (nageantes).

En opérant avec des plantes terrestres (Ronce) ou des plantes aquatiques à feuilles normalement aériennes (Cresson), on remarque aussi que les feuilles nouvelles, nées au sein de l'eau, se différencient moins et restent plus courtes. Quant aux feuilles déjà adultes au moment de la submersion, elles se détruisent peu à peu.

L'*élongation des feuilles* sous l'action prolongée de l'eau (élongation déjà signalée pour la racine) est telle que, dans le Scirpe des lacs (*Scirpus lacustris*), les feuilles submergées atteignent souvent dix fois la longueur des feuilles aériennes. L'Alisma (fig. 546, 547) offre aussi des différences frappantes.

Il est à remarquer que les jeunes feuilles d'une plante sub-

mergée, appelées à devenir aériennes de par leur proximité de la surface, sont déjà nettement différenciées comme feuilles aériennes dans le bourgeon (Sagittaire...).

Polymorphisme de la Sagittaire. — Dans la *Sagittaire* (fig. 550), on distingue typiquement trois formes de feuilles : les feuilles *sagittées*,

Fig. 546.

Fig. 547.

Fig. 546. — Forme normale, émergée, d'*Alisma Plantago*, à feuilles ovales (réduite). A gauche, partie terminale de l'inflorescence.

Fig. 547. — Forme submergée, à feuilles étroites, d'*Alisma Plantago*.

qui sont aériennes (*a*), les feuilles *cordiformes*, nageantes (*b*) et les feuilles *rubanées*, submergées (*c*).

Or, les feuilles non encore épanouies, proches de la surface de l'eau, revêtent déjà la forme de fer de flèche, et, au sortir du bourgeon, franchissent assez vite la courte distance qui les sépare de l'air pour n'éprouver aucune modification de la part de l'eau. Mais il suffit que la nappe d'eau qui surmonte la plante s'élève dans de notables proportions pour que ce soient, non plus des feuilles sagittées, mais de longues feuilles rubanées (fig. 551, *B*, *A*), caractéristiques des eaux profondes, qui se développent, et ce n'est que lorsque l'extrémité libre de la tige se sera de nouveau rapprochée, par sa croissance, de la surface de l'eau, que les feuilles sagittées reparaîtront.

Quand les eaux baissent au point que la Sagittaire, jusqu'alors sub-

mergée, végète en grande partie dans l'air, les feuilles nouvellement formées (fig. 551, *h*) sont d'abord rubanées, mais plus courtes, tandis que les suivantes passent progressivement à la forme sagittée ; on remarque notamment, comme forme intermédiaire, des feuilles spatulées à limbe ovoïde (*f-d*), bien distinct du pétiole.

Les transformations inverses se produisent, quand la plante vient à être de nouveau submergée en eau profonde : les jeunes feuilles sagittées, en voie de croissance, et déjà sorties du bourgeon, allongent petit à petit leur limbe, en même temps que leurs oreillettes diminuent (*b*) ; elles passent ainsi successivement à la forme sagittée-rubanée, puis spatulée, marquant par là le retour à la forme aquatique rubanée, qu'offrent les feuilles ultérieures.

Fig. 548. Fig. 549.

Fig. 548. — Feuille aérienne d'Œnanthe (*Œnanthe Phellandrium*).

Fig. 549. — Feuille submergée de la même plante.

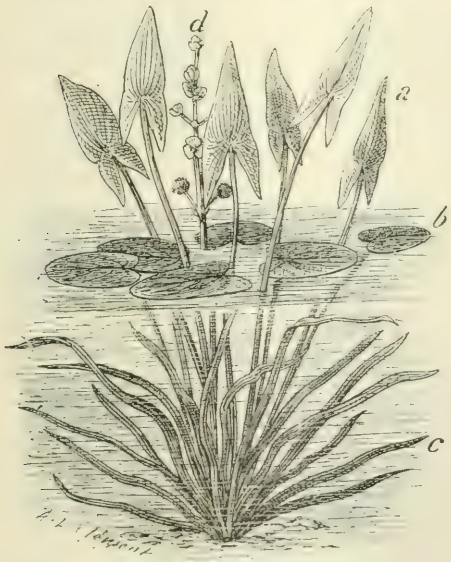


Fig. 550. — Sagittaire. — *a*, feuilles aériennes, sagittées; *b*, feuilles flottantes, à limbe ovoïde; *c*, feuilles submergées, rubanées; *d*, inflorescence.

2° Structure de la feuille aquatique. — *a*) *Stomates.* — Un des effets les plus remarquables du milieu aquatique est la *grande diminution du nombre des stomates*, sinon leur disparition complète (fig. 552) : dans l'eau, ces organes, chargés d'assurer la transpiration, ne sauraient en effet accomplir leur rôle.

Si l'on compare deux plants d'Alisma (*A. Plantago*), développés l'un dans l'air (fig. 546), l'autre dans l'eau (fig. 547), on trouve que le nom-

bre des stomates de ce dernier diminue notablement, surtout à la face inférieure de la feuille, où il s'annule parfois.

En submergeant en eau profonde un pied aérien de Renouée amphibie (*Polygonum amphibium*), pourvu de stomates sur les deux faces de ses feuilles, les feuilles anciennes se flétrissent et tombent, et de nouvelles se constituent, qui

Fig. 551. — Polymorphisme des feuilles de la Sagittaire. — A, forme profondément submergée, à feuilles longues et étroites; B, feuille d'abord en flèche, puis allongée en ruban dans l'eau; C, feuille aérienne normale, sagittée; G, la même avant sa sortie de l'eau (limbe enroulé en cornet); F, E, D, passage de la feuille rubanée à la feuille cordiforme D; H, plant à feuilles diverses, presque entièrement développé à l'air (Costantin).

deviennent nageantes : or, ces feuilles nageantes offrent entièrement les caractères des feuilles typiques de ce genre (Nymphéa), c'est-à-dire qu'elles manquent entièrement de stomates à la face inférieure.

Seules, quelques espèces franchement aquatiques conservent un nombre relativement considérable de stomates, avec chambre sous-stomatique occupée par de l'air.

Et inversement, une feuille nageante de Nymphéa est si bien adaptée au milieu aquatique qu'elle ne produit pas de stomates à sa face inférieure, dans ses portions nouvelles, lorsqu'elle vient à s'élever dans l'air.

b) Chloroleucites. — L'épiderme des feuilles submergées

est remarquable par l'*abondance des corps chlorophylliens* (fig. 552). Dans ce milieu, ces organites n'ont pas à redouter l'action destructrice de la radiation solaire directe, comme ceux des plantes aériennes; car l'eau absorbe une partie des radiations violettes (chimiques) et des radiations calorifiques, et, par là, protège la plante. Par contre, le parenchyme sous-épidermique est relativement pauvre en chlorophylle.

Une feuille submergée de Stratiote vient-elle à élever sa pointe hors de l'eau, les différences de structure, dans la partie aérienne, s'accusent aussitôt d'une façon remarquable : l'épiderme y est moins riche en chlorophylle (fig. 553), tandis que les corpuscules verts abondent dans le parenchyme sous-jacent; les stomates (*a*), qui manquent à la partie submergée, apparaissent dans la partie aérienne.

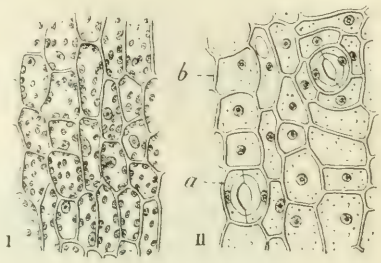


Fig. 552 et 553. — I, lame d'épiderme de la partie submergée d'une feuille de *Stratiotes aloïdes*, montrant les nombreux chloroleucites des cellules. — II, lame d'épiderme de la partie terminale aérienne de la même feuille; *a*, stomates (l'ellipse qui entoure l'ostiole correspond au bord profond des deux cellules stomatiques, vu par transparence); *b*, cellules épidermiques, avec chloroleucites réduits à l'état de granulations (Costantin).

c) *Parenchyme et faisceaux.* — Le tissu palissadique est peu marqué, ou même absent, dans les feuilles submergées; le tissu lacuneux l'y remplace (fig. 554, I). La chlorophylle, et conséquemment l'amidon, y sont plus rares. Dans les feuilles nageantes (Hydrocharide, Renoncule aquatique), le parenchyme vert n'est bien développé que sur la face libre de l'organe.

Tandis que les lacunes prennent un plus grand développement que dans les feuilles aériennes, les tissus de soutien et de conduction s'atrophient partiellement. Dans les Zostères et les Cymodocées, par exemple (fig. 457), le faisceau ligneux, représenté au sommet de la feuille par un cordon grêle de petites cellules facilement dissociables, ne consiste plus dans le reste de l'organe qu'en une *lacune vasculaire* (*h*), entourée d'une assise de larges cellules : le liquide qui y circule communique directement avec l'eau ambiante par un pore terminal du limbe (p. 323). Le liber, par contre, montre nettement

des tubes criblés (*f*), entremêlés de parenchyme à méats étroits.

La dégradation du tissu vasculaire des feuilles aquatiques est corrigée, dans quelques espèces (Potamot luisant, Butome, Hydrocléide), par une production supplémentaire de vaisseaux, à une certaine distance du sommet, aux dépens des cellules du parenchyme qui avoisine la lacune ; chez elles, la circulation de la sève est à la fois vasculaire et lacunaire.

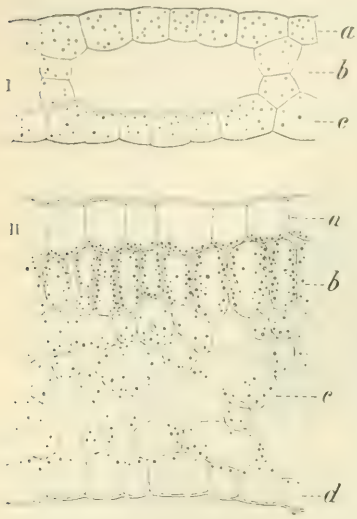


Fig. 554 et 555. — I, section transversale du limbe d'une feuille rubanée aquatique de Sagittaire ; *a*, *c*, épiderme ; *b*, lacunes séparées par des cloisons de parenchyme. — II, section transversale d'une feuille rubanée aérienne ; *a*, *d*, épiderme ; *b*, assise de parenchyme palissadique ; *c*, parenchyme lacuneux (Costantin).

Influence de l'eau marine. — Les plantes acclimatées au régime marin se distinguent d'ordinaire des plantes terrestres correspondantes par une plus grande épaisseur de leurs feuilles : ce résultat est dû, soit à une simple extension des cellules palissadiques, soit à une multiplication du nombre de leurs assises. Par contre, la salure a une tendance à diminuer la quantité de chlorophylle.

Caractères généraux des plantes alpines. — Les plantes des hautes altitudes diffèrent des plantes de même espèce des stations basses par tout un ensemble de caractères d'adaptation, qui en font de véritables races des espèces correspondantes.

Pour déterminer expérimentalement la part d'influence qui revient au climat alpin dans les particularités d'organisation propres aux plantes des hautes régions, il faut *comparer entre eux des plants de station différente, issus d'un même plant originel.*

A cet effet, on divise en deux un individu vigoureux, prélevé en plaine sur une espèce que l'on rencontre en même temps aux hautes altitudes, et l'on plante l'une des moitiés dans une station basse, l'autre dans la région alpine. Si le plant de la station élevée continue à végéter activement et se multiplie chaque année, témoignant par là de son adaptation au nouveau climat, on pourra, au bout de quelques années,

procéder aux comparaisons avec le plant resté dans la station inférieure.

Des cultures alpines ont été poursuivies, d'une part dans les Alpes (Chamonix : 1 050 mètres d'altitude ; Aiguille de la Tour : 2 300 mètres) et dans les Pyrénées (à 1 500 mètres).

1° Forme des plantes alpines. — On sait qu'au voisinage des neiges perpétuelles, la végétation, de moins en moins dense, est frappée de *nanisme*, et qu'en outre, *les espèces annuelles* des régions inférieures *tendent à y devenir bisannuelles ou vivaces* (Seneçon visqueux, Paturin annuel, Renoncule des marais, Sabline Serpolet), cela parce que le

Fig. 556. Fig. 557.

Fig. 556. — Hélianthe tubéreux (*Topinambour*). — P, plant développé en plaine ; M, plant développé en station alpine (même grossissement).

Fig. 557. — Plant alpin précédent, grossi (Bonnier).

froid précoce des hautes altitudes, en retardant la floraison, n'épuise pas la plante en réserves nutritives et lui permet ainsi de subsister plus longtemps.

Les formes alpines restent courtes, rabougries et comme rampantes sous l'effet du froid ; les Pins et les Hêtres s'étalent en maigres buissons aux branches tortueuses, au lieu d'élever librement leur cime, comme dans les zones à climat tempéré.

Les cultures accusent des transformations analogues. Dans la station élevée, la partie aérienne de la plante est toujours plus courte que dans la station inférieure, et même, le Topinambour réduit sa tige feuillée normale (fig. 556, P) à une simple rosette de feuilles velues, couchées sur le sol (fig. 556, M). Par contre, les parties souterraines, par l'effet d'une sorte de balancement, acquièrent un grand développement.

Les feuilles des plantes alpines sont sensiblement plus

petites, mais plus épaisses et plus vertes ; leurs fleurs s'épanouissent plus grandes et leurs nuances acquièrent plus d'éclat.

Toutefois, à côté des espèces auxquelles le climat alpin imprime de profondes modifications (Lotier corniculé, Brunelle commune, Bétoine officinale), au point que la plante de la station élevée n'atteint que la moitié — et même moins — de la taille de la plante de la station inférieure, il se trouve d'autres espèces, moins plastiques, qui restent à peu près indifférentes au changement de milieu (Serpolet).

2° Structure des plantes alpines. — *a*) Les *portions souterraines* (racines, rhizomes) des plantes alpines diffèrent peu de

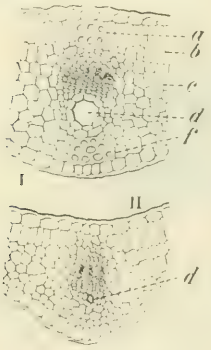


Fig. 558 et 559.

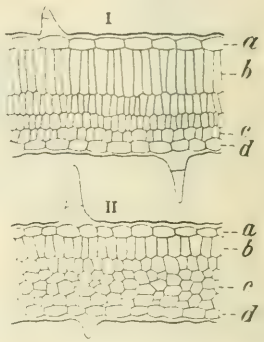


Fig. 560 et 561.

Fig. 558 et 559. — Coupe transversale de la nervure médiane de la feuille de Bupleuvre (*Bupleuvrum falcatum*). — I, plant alpin. — II, plant de plaine ; *a*, *f*, faisceaux de collenchyme ; *b*, *c*, parenchyme palissadique et lacuneux ; *d*, canal sécréteur (Bonnier).

Fig. 560 et 561. — Coupe transversale de la feuille de Germandrée (*Teucrium Scorodonia*). — I, plant alpin. — II, plant de station inférieure ; *a*, *d*, épiderme supérieur et inférieur ; *b*, tissu palissadique ; *c*, parenchyme lacuneux (Bonnier).

celles des plantes correspondantes de station basse ; les vaisseaux y sont d'ordinaire plus étroits et le liège plus précoce.

b) Les *tiges aériennes* sont plus courtes et plus étalées. La cuticule épidermique y est souvent mieux marquée ; les stomates sont plus nombreux. L'écorce gagne en épaisseur par rapport au cylindre central ; ses assises sous-épidermiques renforcent fréquemment leurs membranes en un exoderme protecteur (Scabieuse, Brunelle). Les vaisseaux sont plus étroits, moins lignifiés (Brunelle).

Quand la tige est pourvue de canaux sécréteurs, ceux-ci acquièrent toujours plus de largeur dans les stations élevées, et il en est de même dans la feuille (Pin silvestre, Bupleuvre, fig. 558, I). Dans le Genévrier commun, les canaux sécréteurs des plants alpins deviennent deux ou trois fois plus larges que ceux des plants inférieurs.

c) Dans la *feuille*, l'épiderme n'offre que peu de différences; les assises sous-jacentes peuvent, comme dans la tige, se renforcer pour protéger la plante contre le froid (fig. 558, *a*).

Dans la majorité des plantes alpines, le nombre des stomates est *sensiblement le même sur les deux faces de la feuille* (Lychnis des Alpes); parfois même, il *prédomine sur la face supérieure* (Gypsophile rampant).

Les espèces à épiderme supérieur dépourvu de stomates (Rhododendron) sont rares.

Les cultures ont montré en outre que le nombre absolu des stomates augmente aux hautes altitudes, surtout à la face supérieure.

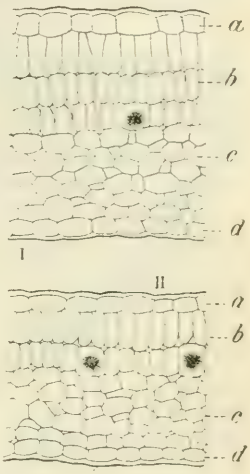


Fig. 562 et 563. — Coupe transversale de la feuille de Potentille *Potentilla Tormentilla*. — I, feuille d'un plant alpin; II, d'un plant de plaine; *a*, *d*, épiderme supérieur et inférieur; *b*, *c*, parenchyme vert (Bonnier).

Le parenchyme vert des plantes alpines est remarquablement disposé pour le prompt accomplissement des fonctions chlorophylliennes : le *tissu palissadique y est plus développé* (fig. 560), plus serré, soit parce que les assises préexistantes se sont accrues (Lotier, Brunelle, Fraisier), soit parce qu'elles se sont multipliées (Potentille tormentille). Cette dernière espèce (fig. 562) offre trois assises de palissades (I, *b*) dans la station alpine, au lieu de deux comme dans la station basse. De là l'épaississement des feuilles alpines. Ajoutons que les corps chlorophylliens sont aussi plus nombreux dans ces dernières.

D'autre part, certaines plantes, qui, dans les stations basses, manquent de palissades dans le parenchyme foliaire inférieur, peuvent en acquérir sous le climat alpin.

Ainsi conformées, les plantes des stations élevées peuvent fleurir, fructifier et former d'abondantes réserves, pendant

la courte période de végétation dont elles disposent. Il est reconnu, du reste, qu'à égalité de surface, l'assimilation du carbone et le dégagement corrélatif d'oxygène sont plus actifs dans les plantes alpines, et il en est de même de la chlorovaporisation.

d Les *causes des modifications* ainsi observées dans les plantes alpines, notamment le grand développement du parenchyme chlorophyllien, sont, d'une part, l'intensité plus grande de la

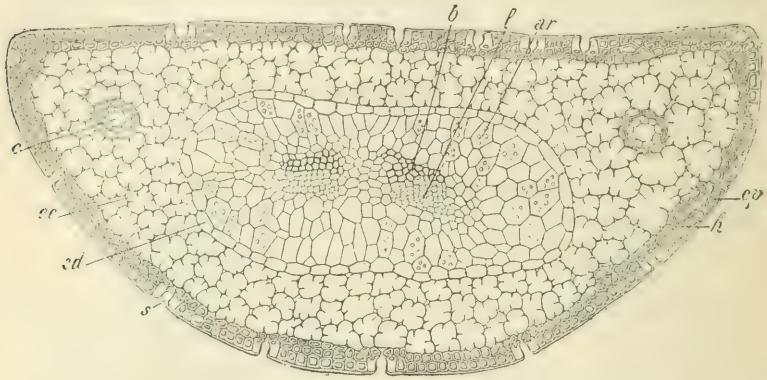


Fig. 564. — Coupe transversale de la feuille normale du Pin. — *ep*, épiderme; *h*, hypoderme scléreux; *s*, stomates, au fond d'une dépression; *ed*, endoderme de la méristèle; *ec*, parenchyme cortical, dont les membranes forment des replis saillants à l'intérieur des cavités cellulaires; *c*, canal sécréteur, dont l'assise de cellules sécrétrices est bordée d'une assise de tissu lignifié; *b*, faisceau ligneux; *l*, faisceau libérien (deux faisceaux libéroligneux); *ar*, tissu aréolé de transfusion, favorisant la diffusion de la sève montante dans le parenchyme vert (Bonnier).

lumière aux hautes altitudes, d'autre part, la diminution de l'humidité absolue de l'air et l'abaissement de la température.

La vapeur d'eau absorbant certaines radiations lumineuses, notamment les radiations violettes, qui sont assimilatrices, la lumière solaire arrive, de ce fait, plus active aux plantes alpines : la stimulation qu'en éprouve la feuille se traduit tout à la fois par l'expansion du parenchyme vert et par une assimilation plus puissante.

Plantes arctiques et plantes alpines de même espèce. — Bon nombre d'espèces alpines se retrouvent dans les régions septentrionales, où la somme annuelle des températures est sensiblement la même que dans la zone alpine. Mais tandis que, dans les Alpes, l'air devient de plus en plus sec avec l'altitude et la lumière plus intense, l'atmosphère des régions arctiques reste d'ordinaire brumeuse, et l'éclairement faible.

On a comparé la structure de diverses plantes arctiques, — les unes

de l'île Jean-Mayen, au nord-est de l'Islande, les autres du Spitzberg, aux plantes alpines des espèces correspondantes.

Les différences les plus frappantes sont les suivantes. Dans les plantes arctiques, les feuilles acquièrent plus d'épaisseur; mais le parenchyme

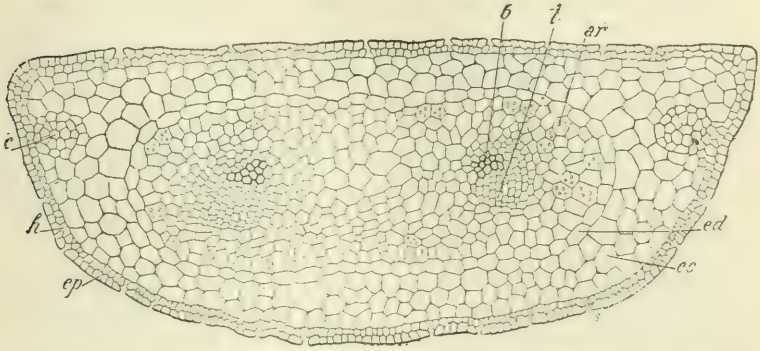


Fig. 565. — Coupe transversale d'une feuille de Pin, développée à la lumière électrique, en éclairement continu. La feuille est moins différenciée (comparer à la figure précédente) (Bonnier).

palissadique y est moins marqué, surtout vers le nord et aux hautes altitudes. Les méats prennent plus de largeur, disposition liée au grand nombre de stomates de la face supérieure; d'une manière générale, les parenchymes tendent à arrondir leurs cellules, ce qui rend la structure très lâche, par rapport à celle des plantes alpines. Exception doit être faite pour les plantes des landes et autres régions sèches (Groënland), où la feuille, exposée à une transpiration plus active, offre une structure normale xérophile.

Les éléments de soutien sont aussi moins développés dans les plantes arctiques; la paroi des vaisseaux y reste moins épaisse, leur calibre plus étroit.

Toutes ces différences tiennent à l'humidité plus grande et à l'éclairement faible que donnent les rayons solaires, en raison même de leur obliquité.

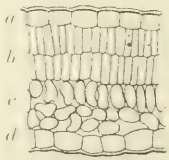


Fig. 566.

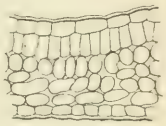


Fig. 567.

Fig. 566. — Section transversale du limbe d'une feuille de Fraisier, développée à la lumière. — *a*, *d*, épiderme, supérieur et inférieur; *b*, parenchyme palissadique; *c*, parenchyme lacuneux.

Fig. 567. — Section d'une feuille développée à l'ombre (comparer à la figure précédente) (Dufour).

Influence de l'humidité et de l'ombre. — L'expérience montre que l'*humidité* constante de l'air retarde la différenciation des feuilles. Ainsi, le tissu palissadique est sensiblement moins développé dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau qu'à l'air libre; la feuille, exposée d'une manière prolongée à l'humidité, offre moins d'épaisseur; les stomates y sont moins nombreux.

L'*ombre* produit les mêmes effets que l'humidité : la plante qui a

végété à l'ombre (fig. 567) est moins développée dans ses organes aériens que la plante éclairée par le soleil (fig. 566); ses canaux sécréteurs restent plus étroits; ses stomates sont moins nombreux, le tissu palissadique moins épais.

Ces faits confirment ce qui a été dit plus haut des plantes alpines.

Influence de la lumière électrique. — Sous l'action d'une lumière électrique continue et prolongée, les tissus se différencient d'ordinaire moins complètement qu'à la lumière normale (fig. 565).

On constate notamment une réduction du tissu palissadique (feuilles du Chêne, du Hêtre), du sclérenchyme (tige du Hêtre), de la cuticule. Les canaux sécréteurs sont plus étroits (Pin); dans cette dernière plante (fig. 565, *c*), les canaux sécréteurs des feuilles manquent de l'assise de cellules scléreuses, qui entoure les cellules sécrétrices des individus normaux (fig. 564, *c*).

Toutefois, certaines espèces se montrent incapables de végéter à la lumière électrique, même intermittente : ce sont alors surtout les radiations ultra-violettes qui exercent sur la plante une action nocive.

QUATRIÈME PARTIE

CROISSANCE DE LA PLANTE

DÉFINITIONS

La croissance : fonction protoplasmique. — Une propriété fondamentale de la matière vivante active consiste dans l'incorporation incessante à sa propre substance de particules inertes (*aliment*), empruntées au milieu extérieur, et qui accroissent la masse du corps.

Ce travail de synthèse ou *assimilation* comprend, d'une manière générale, des réactions endothermiques, qui, pour se réaliser, consomment une forte somme d'énergie.

L'assimilation est la condition de la *croissance*, et par suite de la *multiplication* de la cellule.

L'accroissement : résultante de la croissance et de la décroissance. — La croissance n'entraîne pas nécessairement un accroissement de taille ou de poids sec du corps de la plante. La cellule vivante est en effet le siège de phénomènes antagonistes des précédents, continus comme eux, en vertu desquels la matière protoplasmique éprouve une *décomposition*.

Cette décomposition, nommée encore *désassimilation* ou *dénutrition*, qui s'opère essentiellement par oxydation (*respiration*) et par dédoublement, donne lieu à divers produits, ordinairement riches en oxygène, dont les uns sont susceptibles d'être de nouveau assimilés (anhydride carbonique pour les plantes vertes, acides organiques, amides), tandis que les autres sont éliminés, soit directement dans le milieu extérieur (anhydride carbonique pour les plantes sans chlorophylle et pour les plantes vertes obscurcies), soit dans des cavités internes

du corps, comme les canaux sécréteurs (produits de sécrétion, p. 153), où ils subsistent sans emploi nutritif ultérieur.

La décomposition organique entraîne la *décroissance* du corps ; elle est, d'autre part, corrélative d'une *production d'énergie*, notamment de chaleur (voy. *Chaleur végétale*).

D'après cela, l'accroissement effectif de masse sèche d'une plante pendant un temps donné correspond à la *résultante de l'assimilation* ou *nutrition proprement dite et de la désassimilation* ou *dénutrition ;* il représente, en d'autres termes, *l'excès de la croissance sur la décroissance*, l'excès de deux fonctions biologiques inverses et étroitement solidaires.

Accroissement positif ; nul ; négatif. — Selon que cet excès est positif, nul ou négatif, le corps s'accroît, reste stationnaire ou diminue de masse.

Le premier cas, celui de l'*accroissement positif* ou accroissement proprement dit, réalisé d'une façon particulièrement nette aux points végétatifs de la plante (sommet de la tige...), est seul suivi de multiplication cellulaire.

Toutefois, l'accroissement peut être positif, sans être nécessairement suivi de multiplication cellulaire. Ainsi, un albumen de Ricin, qui germe isolément, s'accroît au point de doubler ou de tripler de surface ; mais cet accroissement a lieu par simple *extension* des cellules, le nombre de ces dernières restant constant.

D'autre part, l'accroissement positif du corps, d'ordinaire lié à une assimilation d'aliment immédiatement antérieure, peut résulter aussi de la simple confluence d'éléments vivants antérieurement libres, comme c'est le cas chez les Myxomycètes (voy. *Mouvement*) et chez les Cénobiées (p. 167).

De là, la distinction de la *croissance normale*, accompagnée de multiplication cellulaire, de la *croissance par simple extension*, et enfin de la *croissance par association*.

Etudions successivement : la *croissance* de la *cellule* et celle des *membres* de la plante ; puis les *influences* qui la modifient ; enfin la *multiplication végétative*.

SECTION I

CHAPITRE PREMIER

CROISSANCE DE LA CELLULE

Considérons ici plus spécialement, non plus seulement le protoplasme, mais des éléments cellulaires pourvus d'une membrane cellulosique souple, qui sépare le protoplasme et le noyau de chacun d'eux d'avec les formations analogues des cellules adjacentes.

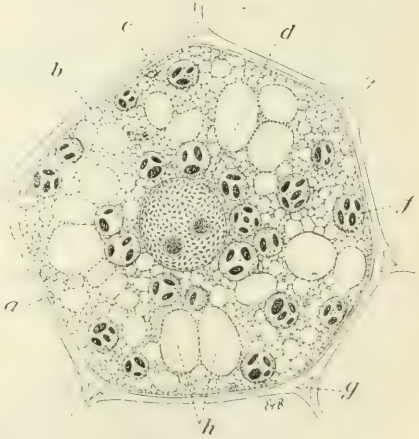


Fig. 568. — Cellule d'une jeune plantule (tige) de Lupin blanc (gr. : 1200). — *a*, membrane cellulosique ; *b*, membrane protoplasmique ; *c*, réseau protoplasmique fondamental ; *d*, noyau avec deux nucléoles ; *f*, chloroleucites avec amidon ; *g*, méat intercellulaire ; *h*, vésicules à suc cellulaire (hydroleucites).

Causes prochaines de la croissance. — 1° Turgescence. — A cause du fort pouvoir osmotique du contenu cellulaire (protoplasme, suc), toujours abondant dans les jeunes tissus, la solution nourricière, dite *sève*, qui alimente chaque cellule, est absorbée énergiquement, par *osmose* (p. 513) au travers de la membrane de cellulose (fig. 568. *a*) et de la couche hyaline périphérique du protoplasme (*b*).

De cette accumulation d'eau et de principes assimilables au sein des vacuoles résulte, à l'intérieur de la cellule, en même temps qu'un accroissement de la masse protoplasmique

par assimilation, une pression de plus en plus grande, qui a pour effet d'appliquer fortement la membrane protoplasmique périphérique contre la membrane cellulosique : celle-ci se trouve ainsi distendue, dans la mesure où le permet son élasticité et la résistance des cellules adjacentes.

Il tend à s'établir de la sorte, par suite même de l'absorption de la solution nourricière, un équilibre entre la pression centrifuge, ou *tension positive*, du contenu cellulaire et la réaction élastique antagoniste, ou *tension négative*, de la membrane :

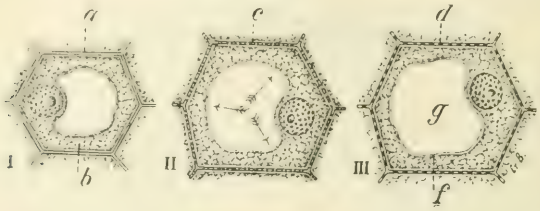


Fig. 569 à 571. — Mécanisme de la croissance en surface (figure schématique). — I, cellule jeune, qui vient d'être isolée par un cloisonnement ; *a*, membrane cellulosique et membrane hyaline du protoplasme ; *b*, réseau protoplasmique avec membrane limitante interne autour de la gouttelette de suc central. — II, la même cellule, distendue par suite de l'absorption d'eau (les flèches indiquent les pressions exercées par le suc contre les parois) ; *c*, membrane distendue (on a représenté en blanc les interstices actuels de ses molécules). — III, accroissement définitif par interposition de nouvelles molécules cellulosiques, ici en noir (*d*) ; *g*, vésicule centrale à suc cellulaire avec sa membrane limitante hyaline (*f*).

dans cet état particulier de tension, la cellule est dite *turgescente*. La *turgescence* n'existe que dans les cellules vivantes.

Grâce à la turgescence, qui augmente par distension le volume de la cellule (fig. 569, II), de nouvelles particules de membrane, sécrétées par le protoplasme, peuvent s'intercaler entre les anciennes écartées et fixer le contour agrandi de la cellule (III) : la *turgescence* apparaît ainsi comme la *cause prochaine de la croissance*.

Ce qui contribue efficacement à maintenir la turgescence de la cellule en voie de croissance, c'est l'énergie avec laquelle le protoplasme retient les substances nouvellement absorbées, ce qui d'ailleurs ne peut qu'augmenter le pouvoir osmotique du suc. Ainsi, tandis que des graines mûres (Haricot, Blé...), à l'état de vie latente, abandonnent par exosmose, à l'eau dans laquelle on les plonge, des sels, des hydrates de carbone, des acides organiques, cette exosmose, qui les appauvrit, cesse

dès le début de la germination, même quand les jeunes plantules sont entièrement submergées.

Si, au lieu de se borner à étendre son contour, c'est-à-dire à *s'accroître en surface*, la cellule est appelée en outre à épaissir sa membrane, à *s'accroître en épaisseur*, les particules cellulosiques nouvelles, sécrétées dans ce but par la

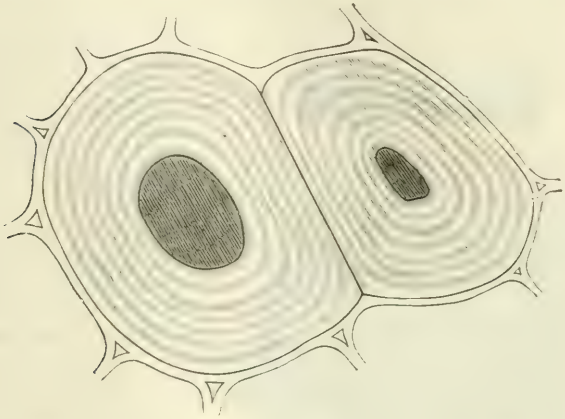


Fig. 572. — Coupe transversale de deux fibres libériennes du Dioon (*D. edule*, Cycadée), montrant les couches concentriques claires et sombres de la paroi et la cavité axile étroite (gr. : 400).

couche protoplasmique hyaline, s'appliquent simplement à l'intérieur de la membrane déjà existante, en couches successives (fig. 572), jusqu'à oblitérer parfois la cavité cellulaire, comme il arrive pour les cellules ou fibres de sclérenchyme.

Dans ce dernier cas, la production de particules de membrane est manifestement liée à la fonte du corps protoplasmique : car ce dernier se résorbe, à mesure que l'épaississement *par apposition* progresse.

2° Imbibition. — Dans les cellules vivantes à parois plus ou moins épaissies et résistantes, et par suite peu extensibles, comme les cellules sclérenses, les fibres et les vaisseaux en voie de développement, la turgescence ne joue qu'un rôle accessoire dans la croissance : c'est alors l'*imbibition de la membrane* qui intervient.

En pénétrant dans la membrane, l'eau en disjoint les molécules et assure pareillement l'interposition de particules cellulosiques de nouvelle formation, élaborées comme à l'ordinaire par le protoplasme adjacent. Dès que ce dernier vient à disparaître dans une fibre ou dans un vaisseau en voie de différenciation, la croissance de l'élément cesse.

L'imbibition étant une cause de dilatation ou de contraction de la

membrane, selon que la quantité d'eau incluse dans cette membrane augmente ou diminue, il en résulte des pressions ou des tractions sur les tissus voisins; la tension propre de ces derniers se trouve par là même modifiée.

Osmomètre turgescent. — Une cellule turgescente est comme une sorte d'endosmomètre clos, où les produits absorbés sont sans issue et ne peuvent par suite que distendre les parois, contrairement à l'endosmomètre ordinaire (p. 517), où ces mêmes produits sont au fur et à mesure déversés au dehors.

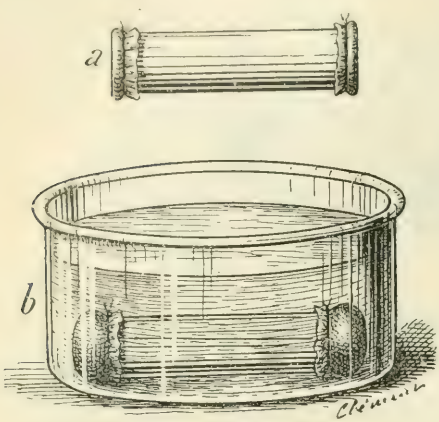


Fig. 573 et 574. — *a*, osmomètre clos (tube de verre fermé par deux membranes et rempli d'une dissolution concentrée de sel, de sucre); *b*, gonflement des membranes dans l'eau (osmomètre turgescent).

Pour réaliser un semblable dispositif, il suffit de fixer une membrane perméable élastique, une membrane de vessie, par exemple, aux deux extrémités d'un tube de verre large et court, préalablement rempli de sirop de sucre, de gélatine sucrée, d'eau salée, ou autre substance osmosante (fig. 573, *a*).

En abandonnant dans l'eau pure cette sorte de cellule artificielle, les deux membranes ne tardent pas à être repoussées vers le dehors par la pression qu'exerce l'eau absorbée (*b*); leur convexité s'accuse petit à petit, et si le pouvoir endosmotique du contenu, peu à peu affaibli par l'exosmose du sucre ou du sel, reste suffisant, elles peuvent finir par éclater.

Toujours est-il que, si l'on vient à perforer avec un stylet l'une des membranes de cette cellule turgescente, un filet liquide est projeté au dehors.

Le contenu sucré est ici comparable au protoplasme cellulaire, qui exerce semblablement une attraction sur les particules alimentaires des sucs ambiants et les retient énergiquement dans la cellule.

Toutefois, une cellule vivante, considérée dans un tissu, se trouve empêchée d'obéir librement aux pressions intérieures par la résistance des cellules adjacentes; d'où il résulte que, dans les parenchymes en voie de croissance (fig. 205), les membranes restent polyédriques et ne s'arrondissent qu'au niveau des méats ou des lacunes. Mais il suffit que la pression

que supportait jusqu'alors la cellule sur l'une de ses faces vienne à s'annuler pour qu'aussitôt elle se développe de ce côté. C'est ce qui a lieu très nettement pour les cellules de parenchyme adjacentes aux vaisseaux du bois, quand ces derniers cessent de conduire la sève (fig. 285) : ces cellules (*c*) font alors hernie dans la cavité vasculaire, au travers des ponctuations et constituent des *thylles* (p. 219).

Cellules artificielles. — On peut faire en sorte que la paroi de l'osmomètre, au lieu d'être en partie rigide et inextensible comme dans le dispositif précédent, soit élastique dans toute son étendue et devienne, sous ce rapport, plus entièrement comparable à une cellule vivante : c'est alors une *cellule artificielle*.

Pour construire une semblable cellule, on fait tomber dans une dissolution de tanin, à environ 2 p. 100, une goutte épaisse de gélatine que l'on a préalablement laissé dessécher à l'extrémité d'un agitateur. Aussitôt que les portions superficielles de gélatine se dissolvent dans l'eau, elles entrent en combinaison avec le tanin, d'où résulte la formation d'une *membrane insoluble de tannate de gélatine*, qui enveloppe exactement la goutte incluse.

Cette membrane est perméable à l'eau, et l'osmose, provoquée par la gélatine, la gonfle petit à petit, mais sans l'amincir; car de nouvelles particules de tannate se précipitent, à mesure que les anciennes sont distendues, exactement comme les particules de cellulose (fig. 569, II) se déposent dans une membrane cellulaire en voie de croissance.

Exemples de phénomènes de turgescence ou d'imbibition. — On sait que diverses graines (Lin, Moutarde) renferment dans leurs cellules épidermiques une masse épaisse de *mucilage*, apposée contre la paroi externe et remplissant plus ou moins complètement la cavité cellulaire (fig. 165). Or, quand de semblables graines séjournent dans l'eau, l'endosmose provoquée par le mucilage occasionne dans la cellule une accumulation d'eau, qui distend vers l'extérieur la paroi libre, bien que cutinisée, de l'épiderme, et la pression interne de turgescence devient assez forte pour la déchirer : le mucilage gonflé se répand alors au dehors et les graines s'agglutinent en un amas gélatineux.

L'*exsudation du nectar* des fleurs est aussi un effet de la forte turgescence du parenchyme, au point où se produit l'émission (voy. *Nectaires*) ; de même, la déhiscence de certains fruits charnus élastiques (Ecballe, voy. *Fruit*).

Quant à des phénomènes provoqués par les variations d'imbibition, on peut citer la réviviscence de l'Anastatice, vulgairement Rose de Jéricho (voy. *Mouvements*), la déhiscence

des anthères (voy. *Fleur*), ainsi que celle des sporanges (*diodanges*) des Cryptogames vasculaires (voy. *Fougères*).

Causes de croissance autres que la turgescence. — Il n'y a pas nécessairement proportionnalité entre la tension de turgescence et la vitesse de croissance; car des zones de même vitesse d'accroissement peuvent offrir des turgescences très différentes, et même le maximum de tension correspond parfois à une région où la croissance en longueur est achevée.

Dans la racine du Haricot, par exemple, il n'y a pas de différence de tension de turgescence entre la zone où la croissance en longueur est terminée et celle qui correspond à l'allongement maximum.

La croissance admet donc d'autres causes que la turgescence, causes liées sans doute à la constitution même du protoplasme.

Croissance de la membrane cellulosique. — Considérons une cellule au moment précis de la formation d'une cloison cellulosique, la bipartition du noyau étant effectuée.

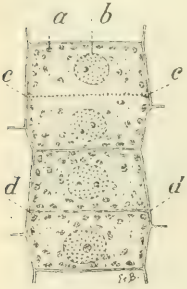


Fig. 575. — Méristème terminal de la tige (coupe longitudinale). — *a*, chloroleucites; *b*, noyau; *cc*, cloison en voie de formation; *dd*, cloison constituée (gr. : 800).

La première ébauche de la future cloison offre l'aspect d'une lame hyaline, parsemée de granulations (fig. 575, *c*), qui offrent certaines réactions des matières albuminoïdes, mais non celles de la cellulose. Peu après, la coloration bleue, à laquelle donne lieu l'action du chlorure de zinc iodé, témoigne de la transformation de ces granulations en éléments cellulosiques, et bientôt la membrane primaire de cellulose apparaît continue (*d*).

On a nommé : *dermatoplasme*, la lame protoplasmique originelle, génératrice de la membrane; *plasomes*, ses granulations vivantes élémentaires, et *dermatosomes*, les corpuscules cellulosiques qui en proviennent.

C'est d'une manière analogue que se constitue vraisemblablement la membrane première de la cellule originelle ou œuf, aux dépens de la couche protoplasmique hyaline superficielle.

La membrane primaire une fois constituée, elle *s'accroît en surface* et *en épaisseur*.

1° L'*accroissement en surface* a lieu grâce à une multiplication de plasomes, suivie de transformation en particules de cellulose; cette multiplication est rendue possible par la turgescence intérieure, qui éloigne les plasomes les uns des autres.

2° L'*accroissement en épaisseur* s'opère vraisemblablement

d'une manière analogue, mais à la suite d'une multiplication des plasomes dans le sens radial, et non plus comme précédemment dans le sens tangentiel : il en résulte des files de dermatosomes cellulosiques, bientôt étroitement unis les uns aux autres, ainsi qu'aux plasomes actifs restants. A la longue, la différenciation, précédemment étudiée, en *couches claires* et *sombres* s'opère dans cette membrane encore homogène (p. 23).

Lorsque l'épaississement acquiert une certaine valeur, on conçoit que les plasomes des couches périphériques de la

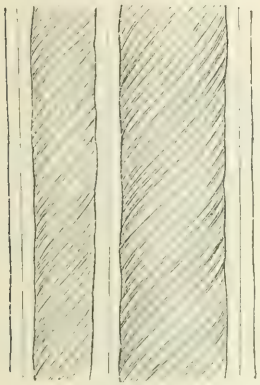


Fig. 576.

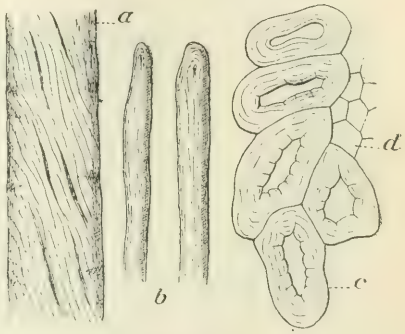


Fig. 577.

Fig. 576. — Vaisseaux du bois de Pin (*Pinus Laricio*), vus de face, montrant la striation oblique, due à un épaississement interne de la membrane lignifiée, un peu plus marquée au niveau des stries (gr. : 600).

Fig. 577. — *a*, portion de fibre de Ramie; *b*, extrémités de fibres; *c*, coupe transversale; *d*, parenchyme à parois minces (gr. : 300) (Lecomte).

membrane soient moins actifs que ceux des couches plus intérieures ; car ces derniers sont plus rapprochés du protoplasme, qui subvient à leurs besoins nutritifs. L'épaississement continue alors à s'effectuer surtout par la zone la plus interne, en direction centripète, par une sorte d'apposition de nouvelles particules cellulosiques. Il peut même arriver que toute la couche extérieure de la membrane soit, à un moment donné, frappée d'inertie, tandis que la portion intérieure reste vivante et capable de croissance. C'est ce qui a lieu, par exemple, dans les grains de pollen et les spores, où la couche cutinisée externe est inerte (fig. 578, *f*), alors que la couche interne cellulosique (*d*) s'allonge au moment de la germination.

La croissance en épaisseur peut être, en outre, directement exercée par le protoplasme périphérique de la cellule.

Ainsi, dans les vaisseaux aréolés (fig. 576) du bois des Conifères (Pin) en voie de développement, des plasomes se disposent à la périphérie du protoplasme en séries spiralées parallèles, à la face interne de la membrane, d'où résulte un épaississement un peu plus marqué le long de ces bandes, et par suite l'apparence striée des vaisseaux vus de face, sur les coupes tangentielles du bois. D'ordinaire, au contraire, la striation longitudinale oblique est due à une différenciation, provenant d'une inégale répartition de l'eau (p. 24).

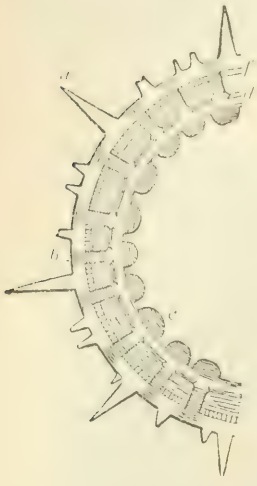


Fig. 578. — Coupe de la paroi d'un grain de pollen de Guimauve (*Althæa rosea*). — *a*, pointes; *b*, pores; *c*, amas de cellulose de réserve, placés au fond des pores; *d*, intine cellulosique; *f*, exine, divisée en deux couches, l'interne mince et cellulosique, l'externe plus épaisse et cutinisée (gr. : 600).

Il résulte de ce qui précède que la *membrane jeune* en voie de croissance est imprégnée de protoplasme et par suite *vivante*, et qu'elle cesse de croître en surface, dès que ses plasomes, par une métamorphose dernière, se sont transformés en dermatosomes cellulosiques. Mais elle pourra continuer à s'accroître encore en épaisseur, grâce à la membrane périphérique du protoplasme, avec laquelle elle se trouve en contact; on constate, en effet, qu'à mesure qu'une fibre épaissit sa membrane et empiète ainsi sur la cavité cellulaire, son protoplasme subit une sorte de fonte, qui alimente la production de cellulose, si bien qu'il ne reste plus trace de substance vivante dans la cavité filiforme des fibres entièrement constituées.

Divers modes d'épaississement. — L'épaississement de la membrane se fait le plus ordinairement, comme on vient de le dire, en *direction centripète* et, par là, tend à diminuer le volume de la cavité cellulaire.

Il peut être aussi *centrifuge*, mais seulement dans les portions de membrane libres de tout contact avec d'autres cellules, comme la paroi externe des cellules épidermiques, la membrane des spores et des grains de pollen.

Enfin, on qualifie l'épaississement de *mixte*, quand l'un et l'autre mode interviennent, c'est-à-dire quand la membrane s'accroît à la fois vers le dehors et vers le dedans. Ainsi, dans

les grains de pollen de la Guimauve, les pointes (fig. 578, *a*) résultent d'un épaississement centrifuge local, et les amas intérieurs de cellulose (*c*) d'un épaississement local centripète.

D'autre part, l'*épaississement* est dit *égal*, quand il offre la même valeur tout autour de la cellule : *inégal*, quand certaines parties se constituent en relief par rapport à d'autres, ce qui est le cas ordinaire. Citons quelques exemples.

1° L'épaississement par le *mode égal* est rare. On peut citer certaines fibres libériennes ou péricycliques (Chanvre), dont la cavité, réduite

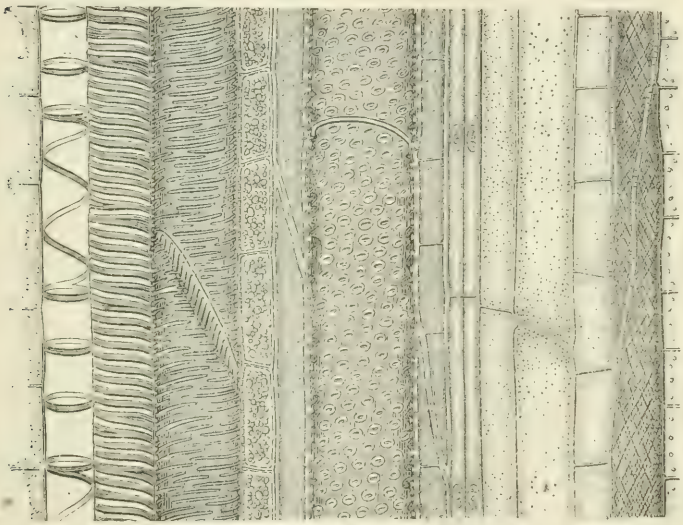


Fig. 579. — Coupe longitudinale radiale d'un faisceau libéroligneux de Dicotylédone. — *bh*, faisceaux ligneux; *km*, faisceau libérien; *a*, limite de la moelle; *b*, vaisseau annelé et spiralé; *c*, vaisseau spiralé; *d*, vaisseau rayé; *e*, parenchyme ligneux avec grains d'amidon; *f*, fibres ligneuses; *g*, vaisseau ponctué aréolé; *h*, fibre ligneuse cloisonnée; *i*, zone génératrice libéroligneuse, ayant donné une assise de méristème; *k*, méristème libérien à cellules plus larges; *l*, tubes criblés; *m*, parenchyme libérien; *n*, fibres péricycliques (non coupées); *o*, endoderme (gr. : 250).

à un canalicule axile, est entourée de couches concentriques continues, les unes claires, les autres sombres (fig. 577), nées en *direction centripète*.

2° Quand l'épaississement est *inégal*, la cellule offre des ornements ou *sculptures*, les unes *en relief*, correspondant aux parties plus épaissies et destinées au soutien ou à la protection; les autres, *en creux*, correspondant aux plages restées minces, qui facilitent les échanges nutritifs entre cellules adjacentes. Dans le premier cas, la plus grande partie de la membrane reste mince, et ce n'est que çà et là qu'elle s'épaissit plus

activement ; dans le second cas, au contraire, la membrane s'épaissit presque partout et ne reste mince qu'au niveau des *ponctuations*.

a) Parmi les *sculptures en relief centripètes*, dues à une exagération locale de l'épaississement intérieur, les plus remarquables sont celles des vaisseaux (fig. 579, *bcd*) ; elles consistent, tantôt en une spirale épaissie (*vaisseaux spiralés*), tantôt en anneaux parallèles (*v. annelés*), tantôt en bandes parallèles ou anastomosées (*v. rayés et réticulés*) (p. 215).

b) Les *sculptures en creux centripètes*, dont la production est liée à l'*arrêt local de l'épaississement intérieur*, ne sont autres que les *ponctuations*, savoir : les ponctuations *ordinaires*, arrondies de face (fig. 278, *a* et fig. 15), les ponctuations *aréolées*, à double contour (fig. 579, *g* et fig. 281), enfin les ponctuations *grillagées* des tubes criblés (fig. 579, *h*).

c) Comme *sculptures en relief centrifuges*, on remarque les *tubercules*, *pointes*, *réseaux saillants*, etc., qui se constituent à la surface des grains de pollen (fig. 578, *a*), des spores, et, plus généralement, à la surface des cellules ou massifs cellulaires libres (épiderme des graines).

d) Enfin, comme *sculptures en creux centrifuges*, c'est-à-dire dont la formation résulte de l'arrêt local de l'épaississement centrifuge, on peut citer les *pores* (fig. 578, *b*) et les *plis germinatifs* de la membrane externe des mêmes cellules libres (grains de pollen, spores) : ces pores et plis facilitent la sortie de la membrane interne (fig. 578, *d*) pendant la germination.

Valeur de la turgescence : plasmolyse. — Dans une plante donnée, la tension de turgescence d'une cellule varie avec le tissu auquel elle appartient, ainsi qu'avec l'âge et le moment ; elle augmente, d'une manière générale, avec la concentration des sucs intérieurs.

Si, par exemple, la cellule considérée élabore activement du glucose aux dépens de l'anhydride carbonique de l'air, grâce à la chlorophylle et à la radiation solaire, et si elle retient en elle ce principe osmosant, il en résultera l'absorption d'une nouvelle quantité d'eau, et par suite un accroissement de turgescence. Ce même effet se produit lors de l'interversion du saccharose, au moment de l'emploi de ce sucre ; car chaque molécule de saccharose donne deux molécules de glucose, et ces dernières sont douées isolément du même pouvoir osmotique qu'une molécule de saccharose.

Si, au contraire, cette même cellule engendre de l'acide oxalique au cours de sa nutrition, et si les sels calciques du suc le précipitent à l'état d'oxalate de calcium cristallisé, la tension de turgescence sera diminuée d'autant, puisque cet acide, par lui-même osmosant, ne peut plus, sous cette dernière forme, prendre aucune part à l'endosmose.

Pour *comparer* entre elles les *tensions de turgescence* des cellules d'un tissu aux divers stades du développement, il

suffit de les plonger dans une dissolution connue d'une substance osmosante, telle que le nitre ou le chlorure de sodium, en réglant sa concentration, de manière qu'elle *annule la turgescence*, ce que l'on reconnaît à un *commencement de contraction du corps protoplasmique*.

Plongeons, par exemple, une coupe fraîche de racine de Betterave, assez épaisse pour renfermer plusieurs assises de cellules intactes, dans une dissolution de chlorure de

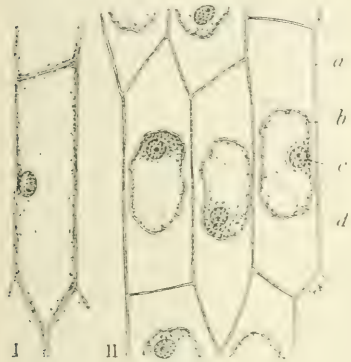


Fig. 580.

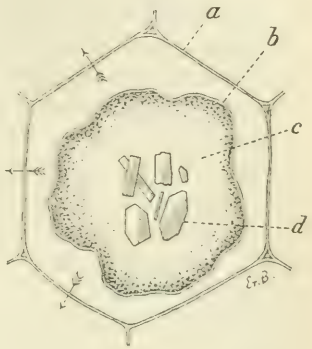


Fig. 581.

Fig. 580. — II, lambeau d'épiderme de tige de Balsamine, plasmolysé par le séjour dans une solution de nitre. — I, cellule épidermique intacte (protoplasme avec noyau, contre la paroi). — II, *a*, membrane cellulosique ; *b*, membrane hyaline du protoplasme ; *c*, noyau ; *d*, corps protoplasmique contracté.

Fig. 581. — Cellule de parenchyme de l'hypocotyle d'une jeune plantule de Lupin blanc, plasmolysée par inclusion dans la glycérine (les flèches indiquent l'exosmose du suc). — *a*, membrane cellulosique ; *b*, membrane hyaline du protoplasme ; *c*, protoplasme contracté et suc ; *d*, cristaux d'asparagine, déposés dans le suc, par suite de la concentration due à l'élimination prédominante d'eau (gr. : 1000).

sodium. Pour que l'exosmose du suc cellulaire commence à se produire et diminue la turgescence, il faut évidemment que le pouvoir osmotique de la solution saline soit un peu supérieur à celui du suc ; ce résultat est obtenu avec une solution renfermant de 3 à 4 p. 100 de sel marin.

On voit alors, en quelques minutes, la couche périphérique du protoplasme quitter irrégulièrement la membrane cellulosique contre laquelle elle était jusqu'alors fortement appliquée (fig. 580, I), et pour peu que l'on concentre encore la dissolution du sel, le corps protoplasmique entier se contracte dans la cavité cellulaire (fig. 580, II). Il n'y aura équi-

libre que lorsque les pouvoirs osmotiques à l'extérieur et à l'intérieur de la masse protoplasmique seront de même valeur, en un mot, lorsqu'il y aura *isotonie*.

Dans cet état où le corps protoplasmique, encore vivant, cesse d'être turgescent, la cellule est dite *plasmolysée* (fig. 581).

Pendant tout le temps que dure la *plasmolyse* d'un organe, la croissance de cet organe cesse.

Le protoplasme vivant plasmolysé n'absorbe pas plus les matières colorantes (éosine...) qu'à l'état normal, à cause de l'imperméabilité de sa couche hyaline périphérique (fig. 580, *b* : si l'absorption a lieu, c'est que, sauf exceptions (voy. *Absorption des colorants*, p. 524), le protoplasme a cessé de vivre.

Lorsque, de la dissolution de sel à 4 p. 100, la coupe est reportée dans l'eau pure, dès après la contraction du protoplasme, on voit ce dernier se distendre à nouveau par absorption d'eau et rejoindre la membrane cellulosique (fig. 580, I).

Considéré à un âge différent, le même tissu, pour être plasmolysé, peut exiger, par exemple, une dissolution de sel à 8 p. 100, au lieu de 4 p. 100 : on en conclura que sa tension de turgescence est devenue double de la précédente.

On arrive, par ce moyen, à vérifier que, le long d'un rameau jeune, la *turgescence maximum coïncide d'ordinaire avec la vitesse maximum de croissance*.

Au lieu de chlorure de sodium, on peut employer, comme agents plasmolysants, du nitrate de potassium ou d'autres sels, des sucres, de la glycérine, etc. ; mais les concentrations des liqueurs devront être d'autant plus grandes, pour provoquer la plasmolyse, que les pouvoirs osmotiques des substances employées sont plus faibles. Avec le sucre de canne, par exemple, il faut, pour opérer un commencement de plasmolyse de la Betterave, une dissolution d'environ 30 p. 100, soit environ 0,1 de molécule ($C^{12}H^{22}O^{11} = 342$), et non plus seulement une dissolution de 4 p. 100, comme avec le chlorure de sodium, soit 0,07 de molécule de ce dernier sel ($ClNa = 58,5$) : à concentration égale, le pouvoir plasmolytique du saccharose est donc 7,5 fois moindre que celui du sel marin. Avec le nitre, il faut une dissolution de 7 p. 100, soit 0,07 de molécule ($AzO^3K = 101$).

Effets de la plasmolyse. — Au cours de la plasmolyse d'un tissu, l'eau du suc exosmose plus rapidement que les principes osmosables qu'elle tient en dissolution. Il en résulte que le suc se concentre, jusqu'à parfois se saturer de certains de ces principes, lesquels dès lors peuvent cristalliser.

C'est ce qui a lieu notamment pour l'asparagine (fig. 581, *d*) et la leucine (fig. 125) des plantules de Lupin, lorsqu'on laisse séjourner pendant un ou deux jours des coupes d'hypocotyle dans la glycérine pure.

Concentrations et coefficients isotoniques. — Les concentrations centésimales précédentes (4, 30, 7...), capables de plasmolyser un tissu donné, sont dites *concentrations isotoniques*.

Par *coefficients isotoniques*, on entend au contraire les pouvoirs osmotiques des substances considérées, rapportés à leurs molécules. On a attribué le coefficient isotonique 3 à la solution aqueuse d'une molécule de nitrate de potassium, soit 101 grammes de nitre, dissous dans 10 litres d'eau pure, parce que ce nombre 3 permet d'obtenir pour les autres coefficients des nombres simples, sensiblement entiers.

Si l'on désigne par x le coefficient isotonique du saccharose, étant donné que les concentrations isotoniques du nitre et du saccharose, exprimées en fractions de molécule, sont respectivement égales à 0,07 et 0,1 de molécule, on aura :

$$\frac{x}{3} = \frac{0{,}07}{0{,}1}\ ; \quad \text{d'où} : x = \frac{0{,}07}{0{,}1} \times 3 = 2{,}1\ ; \text{ soit } 2.$$

On trouve de même 2 pour le coefficient isotonique d'une molécule de glucose, dissoute dans le même volume d'eau que la molécule du nitre ; 5, pour celui d'une molécule de citrate de potassium. Les coefficients du nitrate et du chlorure de sodium sont sensiblement de 3, comme celui du nitrate de potassium.

De ces coefficients, on peut remonter aux concentrations centésimales isotoniques. Ainsi, la concentration d'une solution de sucre, isotonique de celle d'une solution de nitre à une molécule (101 grammes) devra correspondre à $\frac{3}{2}$ molécules de sucre ($\frac{340 \times 3}{2} = 510$ grammes).

Valeur de la turgescence en atmosphères. — La tension de turgescence est proportionnelle à la concentration isotonique de la liqueur, qui est capable de lui faire équilibre.

On peut la déterminer approximativement, en kilogrammes, et par suite en atmosphères, en opérant, soit sur des plantes entières, soit sur des portions de tige (pédoncule floral du Plantain) ou de racine, soit simplement sur des tissus isolés (écorce, moelle).

Fig. 581 *bis*. — *fd*, pédoncule floral de Plantain, préalablement plasmolysé, puis fixé entre les deux pinces *a* et *b* ; *a*, pince fixe ; *c*, poids tenseur.

1° A cet effet, on plasmolyse par exemple un pédoncule floral de Plantain, ou un fragment de pétiole de Berle (*Heracleum Sphondylium*), ou encore un cylindre de moelle de Sureau fraîche, de longueur et de section connues, par immersion dans une solution de nitre à 10 p. 100 : il en résulte un raccourcissement sensible de ces formations. On détermine ensuite le poids qui, agissant par traction, ramène l'organe ou le tissu à sa longueur première (fig. 581 *bis*).

Soit P le nombre de kilogrammes ainsi obtenu, évalué pour une section de 1 centimètre carré ; $\frac{P}{1,033}$ représentera le nombre d'atmosphères de turgescence, 1 kg 033 représentant la pression atmosphérique normale par centimètre carré. On a trouvé de la sorte 6 atmosphères pour le pédicelle du Plantain.

2° Connaissant la tension de turgescence d'un organe, mesurée comme il vient d'être dit, et la concentration de la solution de nitre capable de provoquer un commencement de plasmolyse, on peut évaluer approximativement la pression de turgescence d'un organe quelconque.

Ainsi, dans le pédoncule floral en voie de croissance du Plantain (*Plantago amplexicaulis*), la tension dans l'épiderme atteint 6 atmosphères. Or, dans une solution de nitre à 2,5 p. 100, ce pédicelle subit déjà un raccourcissement sensible, ce qui montre que le pouvoir osmotique de cette dissolution est un peu supérieur à celui du suc cellulaire. Par centième de nitre, la pression est donc au moins de 6 : 2,5 = 2,4 atmosphères.

Si donc une solution de nitre à 6 p. 100 devient nécessaire pour plasmolyser un tissu ou un organe, la pression de turgescence P sera, en valeur approchée :

$$P = 2,4 \times 6 = 14,4 \text{ atmosphères.}$$

Ce nombre élevé a été trouvé pour les renflements moteurs (*nœuds*) de la tige du Galéopsis (*G. Tetrahit*). Dans les renflements basilaires motiles des feuilles du Haricot (voy. *Mouvement*), la tension intérieure équivaut à environ 7 atmosphères.

Influence de la température sur la pression osmotique. — L'intensité des forces osmotiques augmente dans de certaines limites avec la température.

Un cylindre de moelle fraîche d'Hélianthe annuel, vulgairement Soleil, est coupé en deux moitiés longitudinalement. L'une des moitiés est plongée dans l'eau froide, à 2 degrés ; l'autre dans de l'eau à 25 degrés. Or, ce dernier absorbe l'eau cinq fois plus vite. Cette différence n'est pas explicable par les seules actions physiques ; elle est liée au changement d'état du protoplasme vivant.

Si l'on abandonne un autre cylindre intact de moelle dans l'eau à 2 degrés, jusqu'à ce que le maximum d'allongement et par suite de turgescence soit atteint, et qu'ensuite on le fende en deux comme précédemment, les deux moitiés se courbent, de façon que les surfaces de section deviennent concaves, ce qui indique une moindre turgescence pour les cellules centrales. Si, au contraire, on laisse la moelle devenir turgescente dans l'eau à 25 degrés, la courbure des deux moitiés est sensiblement moindre. Donc, dans le premier cas, faute d'une température assez élevée, la force osmotique, détruite par les résistances intérieures, a été insuffisante à faire pénétrer le liquide jusqu'aux cellules centrales.

Tensions de la tige, de la racine et de la feuille. — 1° *Tige.* — La *tension de la tige*, c'est-à-dire la pression exercée par l'ensemble de ses tissus sur l'épiderme, admet deux causes.

D'une part, la turgescence, surtout puissante dans les pa-

renchymes à parois minces ; d'autre part, l'imbibition des membranes épaissies (fibres, vaisseaux), qui occasionne une dilatation et par suite des pressions ou tractions sur les tissus ambiants.

Or, c'est la résultante de la *pression de turgescence* et de la *pression d'imbibition*, qui constitue la tension de la tige : elle varie directement avec la quantité d'eau que renferme la plante.

La *tension* est *positive* pour la moelle et *négative* pour l'ensemble des tissus plus extérieurs, c'est-à-dire que les cellules médullaires, plus fortement turgescentes, sont gênées dans leur extension par la pression antagoniste des tissus périphériques. Aussi, dès qu'on vient à isoler un cylindre de moelle, en ayant soin de le prélever dans la région de plus forte croissance, qui est, pour le Sureau, le troisième entrenœud à partir du sommet, se produit-il un allongement. En ramenant ensuite le cylindre à sa longueur première par voie de plasmolyse, on peut déterminer en atmosphères, d'après la concentration isotonique de la liqueur qu'il a fallu employer, la pression antagoniste que supportait ce tissu dans la tige intacte.

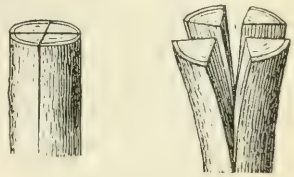


Fig. 582. Fig. 583.

Fig. 582. — Rameau jeune, sectionné en quatre quartiers par deux fentes diamétrales croisées.

Fig. 583. — Inflexion vers le dehors des quatre quartiers, accusant la plus grande turgescence du centre.

Si, au lieu d'isoler un cylindre de moelle, on fend simplement la portion terminale de la tige par deux sections diamétrales à angle droit (fig. 582), les quatre quartiers se courbent aussitôt vers le dehors (fig. 583) par suite de l'allongement de la surface de section, autre preuve de la tension plus forte qui règne dans la moelle.

En comparant les tensions des divers tissus de la tige, on constate que, pour chacun d'eux, la tension est positive, par rapport au tissu qui lui fait immédiatement suite vers l'extérieur. Par exemple, une bande, comprenant l'épiderme et l'écorce, se courbe en devenant convexe du côté de l'écorce : la tension de cette dernière région est donc positive par rapport à celle de l'épiderme.

2° *Racine.* — Dans la *racine âgée*, la tension est positive pour les tissus intérieurs, comme dans la tige.

C'est l'inverse pour la *racine jeune*, puisque le sectionnement longitudinal en quatre quartiers, pratiqué comme précédemment, amène le recourbement de ces derniers vers le dedans, la convexité se produisant du côté de la surface naturelle.

3° *Pétiole*. — Dans le *pétiole* des feuilles en voie de croissance, c'est le côté supérieur qui offre la tension positive, l'inférieur la tension négative.

La tension de turgescence est particulièrement forte dans les renflements moteurs (Sensitive, Haricot, voy. *Mouvements*) ; en outre, elle subsiste dans ces organes alors même que la feuille a achevé sa croissance, ce qui permet aux feuilles mobiles d'accomplir indéfiniment leurs mouvements, grâce à des variations périodiques de turgescence, comme il sera dit plus loin.

Influence des variations de pression sur la turgescence. — Lorsqu'on vient à comprimer ou à raréfier l'atmosphère limitée dans laquelle végète une plante, l'équilibre de pression entre l'intérieur de la plante et le milieu ambiant ne s'établit qu'avec une très grande lenteur ; en sorte que, pendant une certaine période, la turgescence n'éprouve aucun changement sensible.

Dans la Sensitive intacte, par exemple, une diminution de pression de l'air extérieur n'est suivie d'équilibre qu'au bout de trente-huit heures. Avec des fragments de plantes (rameaux...), la transmission des pressions est tout aussi difficile, quand on opère avec des plantes herbacées et surtout des plantes grasses ; mais elle s'opère relativement mieux dans les tiges ligneuses.

CHAPITRE II

CROISSANCE DES MEMBRES

Pour chacun des trois membres fondamentaux des plantes vasculaires, il y a lieu de distinguer :

1° la *croissance en longueur* ou croissance longitudinale ;

2° la *croissance en épaisseur* ou croissance transversale.

I. — CROISSANCE EN LONGUEUR

1° Racine. — Pour suivre la marche de l'allongement de la racine, disposons une plantule entière de Fève, de Lupin, etc., dans une atmosphère humide, ou encore plongeons sa racine dans l'eau, après l'avoir préalablement marquée, à l'aide d'un vernis ou d'un colorant approprié, de traits distants les uns des autres d'un centimètre, à partir du sommet.

Déjà au bout de vingt-quatre heures, on constate que le *centimètre terminal, et lui seul, s'allonge ;* tous les autres ont déjà acquis leur longueur définitive et ne peuvent plus désormais que s'épaissir. Tout au plus observe-t-on, dans quelques racines terrestres, un léger allongement du deuxième centimètre : la région en voie de croissance s'étend alors sur une longueur totale de 12 ou 13 millimètres. Par contre, cette même région peut n'avoir que 7 ou 8 millimètres (Pois, fig. 584 et 585, *a*).

Par exception, les racines aériennes (Vanille...) offrent une zone d'allongement de plusieurs centimètres.

En subdivisant la zone de croissance, que nous supposerons de 1 centimètre, en tranches d'un ou un demi-millimètre (fig. 584, I) et en notant les accroissements des tronçons ainsi délimités, après une période de vingt-quatre ou de quarante-huit heures, on définit les variations de la vitesse de croissance aux divers niveaux de la zone d'allongement.

On voit ainsi (fig. 584, II) que c'est le troisième ou le quatrième millimètre à partir du sommet qui s'allonge le plus, et

qu'au-dessus et au-dessous de cette zone, la vitesse de croissance va en diminuant ; elle est parfois encore sensible dans le premier millimètre, au sommet de la racine, toujours très faible, sinon épuisée, dans le dixième millimètre, au delà duquel elle cesse.

Aussi, le sectionnement ou l'altération de la portion terminale du pivot d'une racine ont-ils pour effet de supprimer

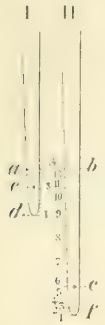


Fig. 584.

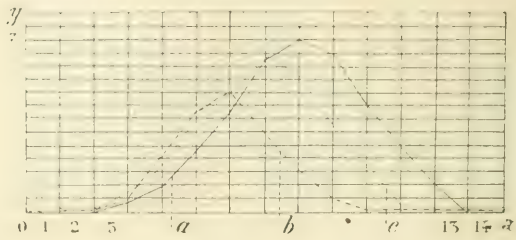


Fig. 585.

Fig. 584. — Allongement du pivot de la racine du Pois. — I, 1 à 14, divisions distantes d'un demi-millimètre : *ad*, zone en voie d'allongement (6 mill.) ; *c*, foyer de croissance (cellules initiales). — II, *bf*, allongement de la zone *ad* précédente, au bout de vingt heures, en vraie grandeur; le maximum d'allongement correspond au 8e demi-millimètre (I, *c*).

Fig. 585. — Courbes des accroissements en longueur de 14 zones d'un demi-millimètre (1 à 14), comptées à partir du sommet sur la racine verticale, pour une durée de vingt heures. — *a*, Pois (*Pisum sativum*) ; *b*, Lentille (*Lens esculenta*) ; *c*, Vesce (*Vicia sativa*). — Les divisions de *ox* correspondent aux 14 zones d'un demi-millimètre; les longueurs suivant *oy* représentent les allongements ; *oz* est l'allongement maximum pour le Pois, correspondant au 8e demi-millimètre ; on voit qu'il n'y a pas d'allongement pour les deux premiers, ni pour le dernier demi-millimètre du Pois (voir aussi la figure 584) (Ciesielski).

Longueur effective des 14 divisions, trouvées, dans un cas, pour le Pois, après vingt heures, à partir du sommet : 0mm,5, 0,5, 0,6, 0,9, 1,4, 2, 2,8, 3,1, 2,9, 2,1, 1,5, 0,9, 0,5, 0,5.

l'allongement du membre, et par suite d'accélérer la croissance des radicelles : la racine pivotante tend ainsi à se transformer en une racine fasciculée (p. 225).

Les courbes de la figure 585 représentent la marche de l'allongement pour les quatorze demi-millimètres terminaux de la racine. On voit que la zone effective d'allongement n'est guère que de 5mm,5 dans le Pois (*a*), de 4 millimètres dans la Lentille (*b*), et de 5mm dans la Vesce (*c*). En outre, les maximums d'allongement ne correspondent pas à la même tranche.

Mécanisme de la croissance en longueur. — L'étude histologique du sommet de la racine montre que la zone de plus fort allongement, le

troisième millimètre, par exemple, correspond bien au foyer végétatif (fig. 584, I, *c*), c'est-à-dire au groupe des *cellules initiales* chez les Phanérogames (fig. 313, *ilm*), et à l'*initiale unique* chez les Cryptogames vasculaires (fig. 319, *k*).

Les cloisonnements de ces cellules donnent lieu, on le sait, à un *méristème*, dont les éléments se multiplient à leur tour, à une ou plusieurs reprises; après quoi, une *élongation* dernière leur donne leur dimension définitive. Dans la racine, la phase d'élongation est de courte durée, puisque, dans la majorité des plantes, elle est déjà terminée à un centimètre du sommet, contrairement à la tige.

Ainsi, *croissance subterminale* par le cloisonnement indéfini des *cellules initiales*, qui avoisinent le sommet ; *cloisonnement limité* et *élongation* des segments qui en résultent; enfin, *différenciation* du méristème en structure primaire, telles sont les phases normales de la croissance en longueur. Leur résultante exprime l'allongement total du centimètre terminal de la racine.

2° Tige. — Il faut distinguer ici la *croissance terminale* et la *croissance intercalaire* ou *élongation des entrenœuds*.

a) *Croissance terminale*. — Les cellules initiales de la tige sont localisées au sommet même du membre (fig. 586, *b*). Elles détachent sans cesse, pendant la période végétative, des segments de méristème, qui eux-mêmes se recloisonnent, et

Fig. 586 et 587. — I, rameau de Tsuge (*Tsuga canadensis*); *a*, feuilles (gr. : 10). — II, coupe du sommet de ce rameau; *a*, *c*, jeunes feuilles; *b*, sommet de la tige (on a ombré les trois initiales); *d*, base de la feuille *c* (gr. : 200) (Koch).

par là accroissent longitudinalement le membre : la croissance proprement dite de la tige est donc *terminale*, et non subterminale comme celle de la racine.

A une très courte distance du sommet, par suite d'une croissance transverse locale du méristème, s'ébauchent les feuilles les plus jeunes du bourgeon (fig. 586, II, *a*).

La suppression du bourgeon terminal de la tige principale ou des rameaux (*pincement*, p. 257) a un effet du même genre

que la section de la portion terminale du pivot de la racine : elle donne de la vigueur aux rameaux déjà formés et hâte le développement des bourgeons axillaires, ce qui rend la plante plus touffue (Réséda, Saules têtards).

b) Elongation des entrenœuds. — A mesure qu'ils se dégagent du bourgeon, par suite de l'épanouissement des jeunes feuilles, les entrenœuds (fig. 588, *c*) sont le siège, pendant un temps

Fig. 588.

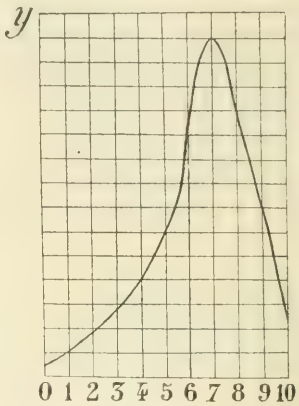


Fig. 589.

Fig. 588. — *a*, bourgeon terminal ; *b*, nœud ; *c*, entre-nœud ; *c'*, aisselle ; *d*, feuille ; 1, 1 ; 2, 2 ; 3, 3, feuilles disposées en trois rangées longit. (divergence 1/3).

Fig. 589. — Courbe des accroissements successifs d'une zone transversale de 3mm,5, prise dans le second entrenœud d'une tige de Haricot (*Phaseolus multiflorus*). — 0 à 10, jours successifs ; *oy*, accroissements.

variable avec la plante et les conditions ambiantes, d'une *élongation*, souvent très marquée ; les nœuds, au contraire, ne s'allongent plus sensiblement, sauf exception.

Pour définir la marche de l'élongation, il suffit de mesurer périodiquement les accroissements successifs d'un entrenœud (ou d'une portion d'entrenœud), considéré à partir du moment où il sort du bourgeon terminal. Relativement faible pour l'entrenœud qui vient de sortir du bourgeon, l'élongation augmente les jours suivants (fig. 589) jusqu'à atteindre une valeur maximum (le septième jour pour le Haricot), à partir de laquelle la vitesse de croissance diminue, pour s'annuler par exemple au bout d'un mois. L'allongement des entrenœuds est donc fonction périodique du temps, à supposer que les

conditions extérieures (température...) soient constantes, ce qui d'ailleurs est loin d'être toujours le cas.

L'allongement total de la tige suit une marche analogue à celle d'un entrenœud.

Lorsque l'entrenœud considéré a acquis sa longueur définitive, il se trouve séparé du bourgeon terminal par un ou plusieurs entrenœuds plus jeunes, sortis du bourgeon pendant son évolution, et la distance qui le sépare alors du sommet correspond à la longueur de tige actuellement soumise à l'élongation : très courte dans certaines espèces, elle peut atteindre 20 ou 30 centimètres, et davantage encore dans d'autres (Sureau...).

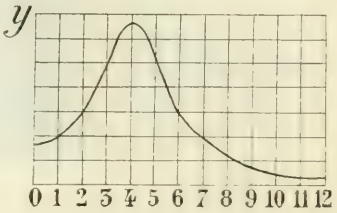


Fig. 590. — Courbe des accroissements simultanés le long du second entrenœud de la tige du Haricot (*Phaseolus multiflorus*). — 0 à 12, tranches de 3mm,5 de l'entrenœud, numérotées de de bas en haut. — *oy*, accroissements de ces tranches pendant le même temps.

Si cette longueur comprend, par exemple, cinq entrenœuds, ces derniers, comparés à un moment donné les uns aux autres à partir du bourgeon, se trouvent être respectivement à des phases du développement, analogues à celles que traverse le premier entrenœud pendant les jours successifs, c'est-à-dire que la vitesse de croissance, faible pour le premier entrenœud, est plus marquée pour le second et devient maximum par exemple pour le troisième, à partir du sommet (Sureau); puis elle décroît dans le quatrième et s'annule au bout du cinquième.

Une marche semblable s'observe aussi dans la croissance comparée des diverses tranches d'un entrenœud (fig. 590).

L'élongation des entrenœuds est encore qualifiée de *croissance intercalaire*, par opposition à la croissance terminale du membre. Elle peut varier beaucoup dans les entrenœuds d'une seule et même plante. Ainsi, dans le Pissenlit, la tige feuillée offre des entrenœuds si courts, faute d'accroissement intercalaire, que les feuilles s'étalent en rosette sur le sol; au contraire, au moment de la floraison, l'élongation devient considérable pour l'entrenœud qui supporte le capitule, puisqu'il atteint 20 centimètres et davantage. L'entrenœud florifère de diverses espèces d'Ail (Poireau) est le siège d'une élongation plus puissante encore, dépassant 50 centimètres.

Durée d'épanouissement des pousses annuelles. — Le temps nécessaire à l'épanouissement complet des bourgeons en pousses annuelles est très variable. Certains arbres, comme le Mûrier, allongent leurs pousses et épanouissent de nouvelles feuilles pendant tout l'été ; d'autres, au contraire (Frêne, Marronnier, Hêtre, fig. 337), se bornent à développer les feuilles déjà présentes dans le bourgeon, ce qui raccourcit la durée d'épanouissement du rameau. Trois semaines suffisent d'ordinaire au Hêtre pour épanouir ses pousses.

3° Feuille. — La croissance en longueur de la feuille a été suffisamment étudiée, à propos du développement de la structure primaire de ce membre (p. 330).

Ordinairement localisée dans une bande transversale de cellules génératrices (croissance *basipète, basifuge, mixte*), la zone d'accroissement peut cependant s'étendre à la feuille entière, comme on l'observe dans le Palmier éventail.

II. — CROISSANCE TRANSVERSALE

La croissance transversale est tantôt *localisée*, tantôt *généralisée*. La première donne lieu à la *ramification* de la plante ; la seconde à l'*épaississement*.

1° Ramification. — On sait déjà (p. 247) que, dans la *racine*, les radicelles se constituent normalement dans le péricycle en face des faisceaux ligneux (fig. 327) et forment par suite autant de séries longitudinales qu'il y a de faisceaux ligneux dans la stèle.

Elles naissent parfois si près du sommet de la racine mère qu'il semble qu'il y ait dichotomie du foyer végétatif; dans ce cas, l'étude du développement peut seule montrer qu'on a affaire à une fausse dichotomie. C'est le cas pour les racines, dites dichotomiques, des Lycopodiacées (p. 251 et fig. 292).

Dans la *tige*, la ramification consiste : 1° en la production exogène des feuilles (p. 330) ; 2° en le développement des branches aux dépens des bourgeons, ordinairement axillaires (p. 291) ; 3° enfin en l'émission de racines latérales, les unes adventives (crampons du Lierre, fig. 293, A), les autres foliaires ou gemmaires (Cresson, fig. 293, C).

La ramification de la tige est, tantôt *normale*, avec ses deux types fondamentaux, la *grappe* et la *cyme*, tantôt *sympodique*, cas particulier de la *cyme* (p. 256).

Dans la *feuille*, la ramification du limbe se traduit par la

formation des *dents, lobes*, etc. ; celle du pétiole donne lieu aux *feuilles composées*, pennées ou palmées (p. 299).

2° **Epaississement.** — Le mécanisme de l'épaississement a été étudié en détail (p. 336). Les tissus qui en proviennent (*périderme* et *pachyte*) donnent à la plante sa *structure secondaire*.

C'est surtout dans le tronc des arbres que l'épaississement, réalisé essentiellement, non par le périderme, mais par les faisceaux libéroligneux secondaires (d'où leur autre nom de *pachyte*), finit par acquérir une grande valeur.

Si l'on mesure les *accroissements circulaires* des pousses d'arbres pendant les divers mois de la période végétative, on constate que la croissance en épaisseur, faible ou nulle en avril, devient plus active en mai et passe par un *maximum en juin ou juillet ;* elle diminue en suite en août et septembre.

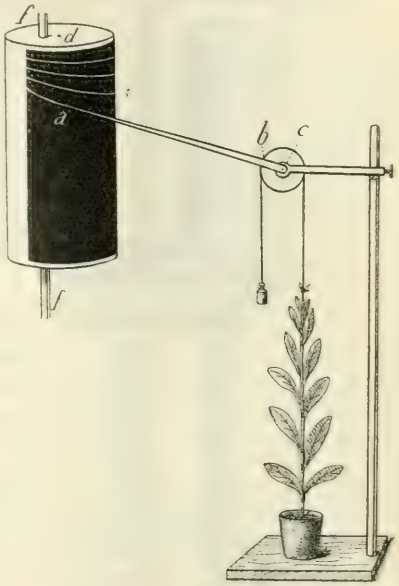


Fig. 591. — Auxanomètre, enregistreur de l'accroissement en longueur. — *c*, aiguille inscriptrice, qui tourne avec la poulie *b* ; *ff*, axe de rotation excentrique du cylindre, mû par un mouvement d'horlogerie ; *d*, centre. — La tige de la plante est maintenue verticale par un contrepoids.

La marche générale de la croissance en épaisseur de la tige est donc la même que celle de l'allongement des entrenœuds (fig. 589).

On constate parfois *deux maximums* d'épaississement. Dans le Marronnier, par exemple, le premier maximum se réalise dans la seconde quinzaine de mai ; le second, dans la première quinzaine de juillet.

La rapidité avec laquelle la couche ligneuse annuelle s'achève est variable avec l'espèce. Les arbres qui épanouissent très vite leurs feuilles (Marronnier, Pavier) sont aussi les premiers à achever leur couche ligneuse ; le Mûrier, au con-

traire, qui allonge ses pousses et donne de nouvelles feuilles pendant tout l'été, épaissit encore sa tige en octobre. Dans la généralité des cas, l'épaississement se poursuit encore, bien après la cessation de l'épanouissement des feuilles.

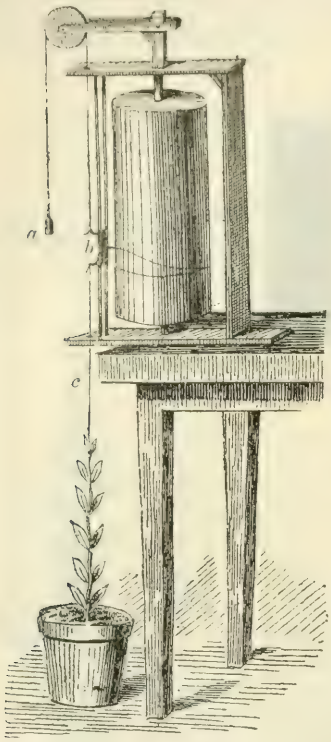


Fig. 592. — Auxanomètre, enregistreur de l'accroissement en longueur. — Le fil *c*, raccordé à la pièce *b*, passe plus haut sur la poulie et se termine par le contrepoids *a* ; *b*, cylindre métallique, mobile le long d'une glissière et muni d'un stylet, qui inscrit les accroissements sur le cylindre ; ce dernier est animé d'un mouvement de rotation uniforme, grâce à un mécanisme non représenté.

La croissance en épaisseur dépend des *conditions ambiantes* de température, d'éclairement et d'humidité (p. 349).

Elle est, en outre, liée à des *causes internes*, ce qui explique notamment que, de deux accroissements mensuels, ceux de mai et septembre par exemple, le plus élevé corresponde à la température moyenne la plus éloignée de l'optimum, les autres conditions (humidité...), étant d'ailleurs sensiblement les mêmes dans les deux cas.

Des exemples de l'influence de l'humidité sur la croissance de la racine ont été précédemment cités (p. 374).

Enregistreur de l'accroissement en longueur : auxanomètre. — Pour connaître les variations d'intensité de croissance qui se produisent aux diverses heures du jour et de la nuit, on a recours à des appareils enregistreurs, dits *auxanomètres*.

Cette méthode s'applique spécialement à la tige des plantes dont la racine est maintenue fixée au sol.

Considérons, par exemple, une plante en pot, dont la tige feuillée soit bien verticale, également éclairée et en outre soumise à une température et à une humidité égales : dans ces conditions, la tige s'allonge, en définitive, suivant son axe.

1° Pour enregistrer les allongements successifs (fig. 591), on rattache l'extrémité de la tige par un fil à une poulie verticale, autour de laquelle le fil s'enroule, puis se termine par un petit contrepoids, qui

le maintient tendu. A la poulie est fixée un stylet qui amplifie les accroissements dans le rapport $\frac{ci}{cb}$.

Les mouvements de la pointe du stylet sont enregistrés sur un cylindre vertical, mobile autour d'un axe excentrique (f), et couvert, sur la face la plus éloignée de ce dernier, d'une bande de papier, noircie au noir de fumée. Un système d'horlogerie fait tourner le cylindre d'un mouvement lent de rotation uniforme, dont on règle la vitesse, de manière qu'il faille, par exemple, une heure pour faire un tour.

Supposons la pointe du stylet au contact du bord du papier noirci, et le cylindre en mouvement : le levier tracera une ligne circulaire i. Arrivé à l'autre bord du papier, la pointe abandonnera le cylindre, à cause de la position excentrique de l'axe, et ce n'est qu'une heure après la mise en marche que la pointe reprendra le contact du papier ; mais comme le levier s'infléchit vers le bas, au fur et à mesure que la tige s'allonge, le tracé correspondant à l'heure suivante se trouvera éloigné du précédent d'une certaine hauteur (h).

D'après cela, l'accroissement A de la tige a été :

$$A = h : \frac{ci}{cb} = h \frac{cb}{ci}.$$

On voit que le simple examen d'une série de tracés, obtenus de la sorte, donne l'idée des changements, survenus dans la croissance en longueur totale de la tige pendant les heures correspondantes ; on constate notamment que l'accroissement est beaucoup plus actif pendant la nuit que pendant le jour.

2° On peut employer aussi l'appareil de la figure 592, où le stylet (b) est en rapport avec le fil tenseur, par le seul intermédiaire d'une pièce métallique, mobile le long d'une glissière ; mais, dans ce cas, il n'y a pas amplification des allongements.

SECTION II

CHAPITRE PREMIER

INFLUENCE DE LA NATURE DE LA PLANTE SUR LA CROISSANCE

Nous avons supposé jusqu'ici que la croissance en longueur s'effectue *uniformément*, suivant toutes les directions longitudinales, parallèles à l'axe du membre considéré. Or, il n'en est généralement pas ainsi.

1° **Nutation.** — D'ordinaire, la croissance en longueur est *inégale tout autour du membre*, ce qui entraîne temporairement une courbure, convexe du côté du plus grand allongement.

De semblables courbures, dues à des *causes internes*, et sur lesquelles la lumière n'exerce aucune influence directe, caractérisent la *nutation* de la plante. Elles se combinent avec les courbures provoquées par les puissances ambiantes (lumière...), par la pesanteur ou par les contacts des corps pondérables (p. 428).

2° **Torsion.** — Il peut arriver, d'autre part, que les tissus périphériques de la plante (écorce), notamment ceux des entre-nœuds de la tige, s'accroissent plus rapidement ou plus longtemps que les tissus plus intérieurs, ce qui entraîne une *torsion* des tissus extérieurs autour de l'axe, torsion telle que les génératrices de la tige, tout à l'heure parallèles à l'axe, sont maintenant enroulées en hélice lâche.

La torsion se manifeste d'ordinaire vers la fin de la croissance et accompagne fréquemment la nutation, ou lui fait suite, en particulier dans les tiges volubiles ; elle est du reste des plus apparentes dans les Lianes (Clématite grimpante...), et même dans certains arbres âgés (Orme, Ailante...), qui lui doivent l'apparence contournée de leur tronc.

Nutation. — Il y a lieu de distinguer : 1° la *nutation tournante* ou *nutation révolutive* ; 2° la *nutation plane*.

1° Nutation révolutive. — Ce phénomène, nommé encore *circumnutation*, très net dans la tige, provient de ce que la zone de plus forte croissance en longueur n'occupe à tout moment qu'un côté de la tige (fig. 593 et qu'en outre cette zone se déplace petit à petit, parallèlement à l'axe, tout autour du membre. En sorte que, tout en s'élevant, le sommet de la tige s'infléchit du côté opposé à la zone actuelle de plus forte croissance, c'est-à-dire successivement dans toutes les directions, en décrivant dans l'espace une courbe hélicoïdale.

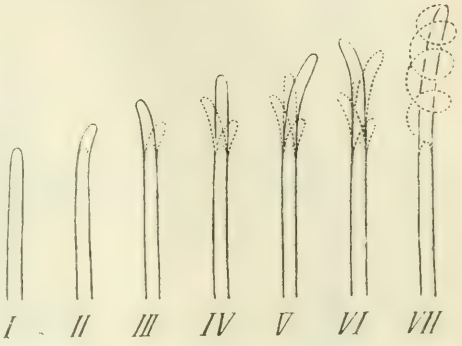


Fig. 593. — Circumnutation. — I-VII, inflexions successives du sommet d'une tige en voie d'allongement. Les lignes pointillées indiquent quelques-unes des inflexions antérieures du sommet. En VII, on voit la spire, parcourue petit à petit par le sommet de la tige, et dont il ne reste pas trace après l'achèvement de la croissance; en II, la zone de plus forte croissance correspond au bord gauche de la tige; en III, cette même zone occupe actuellement le côté opposé, etc.

En projetant, à de certains intervalles de temps, le sommet d'une semblable tige sur une feuille de papier transparent ou sur une plaque de verre, fixée horizontalement au-dessus du sommet, on a les éléments de la courbe représentative de la circumnutation (fig. 594, 595).

L'hélice irrégulière décrite ainsi par la tige est d'ordinaire étroite, parce que la vitesse de croissance offre sa plus grande valeur sur deux faces opposées de la tige ; elle peut même se rétrécir au point que la nutation tournante fait sensiblement place à la nutation plane, c'est-à-dire à une simple oscillation du sommet du membre. Quelques heures suffisent parfois (Courge) pour l'achèvement d'un tour.

On verra plus loin (p. 460) que ce mouvement révolutif facilite la fixation des vrilles, en leur permettant de trouver le support nécessaire à leur enroulement ; mais ce dernier phénomène est entièrement distinct de la nutation.

Dans les parties de la tige, qui achèvent leur croissance, toute trace de circumnutation finit par disparaître : ces parties se disposent en effet petit à petit dans le prolongement

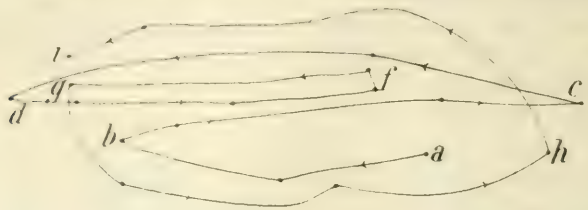


Fig. 594. — Courbe représentative de la circumnutation de l'hypocotyle d'une plantule de Chou (*Brassica oleracea*). — *a*, point initial du tracé ; *b*, *c*, *d*..., limites extrêmes des inflexions successives du sommet de la tige à droite et à gauche. On voit que l'hélice est irrégulière. Les points marqués sur le tracé correspondent aux projections successives du sommet de la tige sur une plaque de verre (Darwin).

rectiligne des portions plus anciennes, à mesure qu'elles épuisent leur pouvoir d'accroissement.

Plantes volubiles. — Un cas particulier de circumnutation, remarquable par la grande amplitude du mouvement auquel elle donne lieu, est celui des *tiges volubiles* (fig. 596).

Il n'est nullement nécessaire qu'une plante volubile, comme le Haricot, soit arrêtée dans son mouvement révolutif par un support intérieur à

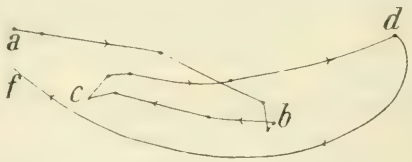


Fig. 595. — Courbe représentative de la circumnutation et des mouvements nyctitropiques de la foliole terminale du Trèfle (*Trifolium resupinatum*). — *a*, point initial du tracé, marquant la position du sommet de la foliole ; *ab*, *bc*, *cd*, *df*, oscillations successives (Darwin).

l'hélice, pour décrire ensuite cette dernière en s'élevant ; car la cause des inflexions successives est purement intérieure. Par là, les tiges volubiles diffèrent des vrilles, qui, elles, exigent une action extérieure, un contact par exemple, pour que les modifications de croissance, nécessaires à leur enroulement, puissent se réaliser (p. 460).

Le sens de l'enroulement d'une tige volubile autour de son support est constant dans une espèce donnée, sauf de rares exceptions, où il peut changer sur le même individu, ou d'individu à individu dans l'espèce (Douce-amère).

En considérant les portions de tige comprises entre le support et l'observateur, l'enroulement se fait, tantôt de droite à gauche en montant (fig. 596, *B*), tantôt de gauche à droite (*A*).

L'enroulement vers la droite ou *dextrorsum* est de beaucoup le plus fréquent (Haricot, Liseron) ; l'enroulement *sinistrorsum* se rencontre dans le Houblon, le Chèvrefeuille.

Dans la portion de tige récemment enroulée, les tours de spire sont larges et serrés ; plus loin du sommet, ils s'allongent et s'écartent les uns des autres, probablement par l'effet du géotropisme négatif, et finissent par se redresser entièrement.

Mais, pendant ce redressement, intervient la *torsion*, qui contourne la tige dans le même sens que la nutation : c'est cette courbure de torsion qui, une fois la croissance

Fig. 596 et 597.

Fig. 598.

Fig. 596 et 597. — Plantes volubiles. — A, Liseron, enroulement *dextrorsum*; B, Houblon, enroulement *sinistrorsum*.

Fig. 598. — Jeune plantule de Haricot d'Espagne (*Phaseolus multiflorus*). — *a*, racine; *b*, hypocotyle très court, avec les cotylédons *c*; *d*, épicotyle à sommet infléchi vers le bas.

du membre achevée, maintient définitivement la tige enroulée en hélice lâche autour de son support (Clématite).

2° Nutation plane : épinastie et hyponastie. — La nutation plane, simple mouvement oscillatoire, est très marquée dans divers pédoncules floraux axillaires jeunes (Pavot, fig. 599, *a*), qui se courbent vers le dehors avant la formation des œufs, par suite d'une croissance plus active le long de leur face interne, et qui plus tard se redressent plus ou moins complètement au cours de la fructification.

La nutation plane s'exerce déjà dans l'embryon de diverses Phanérogames, avant la maturité de la graine (Haricot,

Pois, Fève) : l'inflexion du bourgeon terminal, du côté des cotylédons (fig. 598, *d*), y est fort accusée et s'accentue encore pendant les premiers temps de la germination, même quand la plantule tourne autour d'un axe horizontal, ce qui montre (p. 431) que la pesanteur n'est pour rien dans le phénomène.

Fig. 599. — Pavot (*Papaver dubium*). — *a*, bouton, enveloppé par les deux sépales et dont le pédicelle est infléchi par nutation ; *b*, les quatre pétales ; *c*, capsule à pédicelle maintenant redressé.

Parfois cette courbure de la tige est attribuable en partie à l'entraînement qu'occasionne le poids des tissus soulevés. Ainsi, dans la graine du Ricin, la gemmule, au sortir du sol, est encore recouverte d'une épaisse couche d'albumen (fig. 297), qui tend à infléchir plus encore la portion terminale de la jeune tige, ce que l'on vérifie du reste en éloignant cette réserve.

Toutefois, il ne manque pas d'exemples de tiges, infléchies avant la fructification et relevées à la maturité du fruit, alors que le poids de ce dernier est notablement supérieur à celui de la fleur [pédicelle floral du Pavot (fig. 599), du Plantain lancéolé, de la Pâquerette].

On nomme *épinastie* la nutation plane qui a pour effet d'amener dans une position supérieure et convexe la face intérieure ou ventrale d'une feuille ou d'un rameau, et *hyponastie* la nutation inverse qui imprime à cette même face une courbure concave.

Tant que les feuilles s'accroissent dans l'intérieur du bourgeon, leur face dorsale, douée d'une croissance plus rapide, reste convexe, et leur face ventrale concave : elles sont alors hyponastiques.

Au contraire, au moment de l'épanouissement du bourgeon, le redressement progressif par lequel chaque feuille tourne en définitive sa face ventrale vers le ciel et sa face dorsale vers la terre, par suite d'une croissance prédominante sur la première, est une manifestation de son épinastie.

Dans le Marronnier, les folioles, au sortir du bourgeon, se trouvent dans le prolongement même du pétiole qui les porte.

Or, la courbure épinastique qui s'opère ensuite au niveau de leur articulation avec le pétiole est tellement forte qu'elles vont parfois jusqu'à s'abaisser contre le pétiole (fig. 600) pour se relever ensuite à nouveau peu à peu.

Lorsque la plante tourne d'un mouvement uniforme et lent autour d'un axe horizontal, ce qui égalise l'action de la pesan-

Fig. 600. — Jeune pousse de Marronnier. — *a*, cicatrices des deux feuilles terminales de la pousse de l'année précédente ; plus haut, cicatrice d'une feuille de l'année ; *b*, feuilles à folioles plus ou moins infléchies sur le pétiole, par épinastie ; *c*, inflorescence en voie d'épanouissement.

teur (p. 431), les feuilles en voie de développement réalisent leur courbure épinastique, comme dans les conditions normales ; la pesanteur n'est donc pas la cause du phénomène.

Remarque. — Il n'est pas impossible, toutefois, malgré la constatation précédente, que l'épinastie et l'hyponastie, au lieu de relever strictement de causes internes, ne soient attribuables en réalité à une action de la pesanteur, imputable à la *différence d'étendue des zones géotropiquement excitables des deux faces de la feuille*, auquel cas une courbure devrait se produire sur l'appareil à rotation uniforme, dans la feuille en voie de développement, puisque l'action de la pesanteur serait d'inégale durée sur les deux faces de l'organe. Ce n'est que faute de preuves positives que l'épinastie foliaire est considérée comme uniquement due à des causes internes.

Si la nature géotropique des courbures épinastiques, que tendent effectivement à faire admettre certains dispositifs expérimentaux purement mécaniques, venait à être prouvée, la pesanteur et la radiation resteraient les seules puissances cosmiques dirigeantes de la feuille.

CHAPITRE II

INFLUENCE DE LA PESANTEUR SUR LA CROISSANCE

La force de *gravité* ou d'attraction terrestre, c'est-à-dire le *poids* de la matière, n'exerce pas seulement sur la plante une traction de haut en bas : elle agit aussi sur les tensions intracellulaires et par suite sur la croissance.

1. — Racine. — 1° Racine horizontale ou oblique. — Placée dans une direction quelconque autre que la verticale, horizontalement par exemple (fig. 601, 603), la racine principale ou *pivot* ne tarde pas à se courber au voisinage du sommet pour reprendre la direction verticale descendante, qui est sa direction d'équilibre, tandis que la tige principale se dirige verticalement de bas en haut.

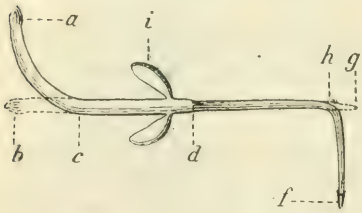


Fig. 601. — Plantule de germination, disposée horizontalement. — *bc*, tige, relevée en *ac* (géotropisme négatif) ; *i*, cotylédons ; *d*, collet ; *hg*, pointe de la racine, maintenant en *hf* (géotropisme positif).

La courbure est ici la conséquence de l'*action inégale de la pesanteur* sur la croissance de la face supérieure et de la face inférieure de la racine. Et en effet, dans une certaine zone avoisinant la face supérieure (fig. 604, II, *ab*), la croissance se trouve accélérée, par rapport à ce qu'elle est dans la racine verticale (I, *ad* = II, *bgd*), tandis qu'elle est retardée dans le reste de l'organe (II, *bh*).

On a, en d'autres termes (fig. 604, II) :

$$acd > bgd > hfd$$

Le maximum de courbure (fig. 605, *8*), et par suite le maximum de différence des vitesses de croissance sur les deux faces, correspond, d'une manière générale, au niveau même

du foyer de croissance, c'est-à-dire au niveau des cellules initiales (fig. 584, *c*).

L'inflexion se produit d'ailleurs, quelle que soit la génératrice de la racine horizontale qui soit tournée vers le haut, et à la lumière comme à l'obscurité.

Or, on ne discerne d'autre cause à la polarité qu'entraîne ainsi l'obliquité du pivot que celle qui peut résulter de la direction de la pesanteur (fig. 604, III), par rapport au plan *bd* (ou II, *agd*), où l'intensité de la croissance est la même que dans la racine verticale (II, *agd* = I, *ad*) : la pesanteur agit, en effet, en *direction centripète* dans la zone supérieure (III, *bid*), à croissance accélérée, et en *direction centrifuge* dans la zone inférieure, à croissance retardée.

Fig. 602.

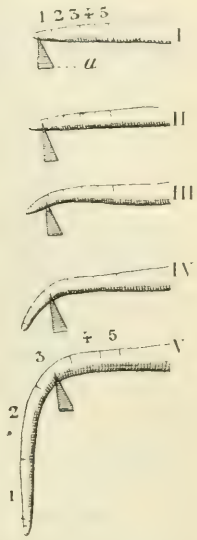


Fig. 603.

Fig. 602. — Plantule de Pois retournée, et placée sous une cloche humide. Recourbement géotropique de la racine *a* et de la tige *c* ; *b*, cotylédons et tégument. — On voit les 3 rangs naissants de radicelles, non encore recourbés vers le bas.

Fig. 603. — Phases de la courbure géotropique de la racine principale, 1, 2, 3, portions de racine de 2 millimètres, séparées par des marques superficielles ; *a*, index de carton, dont la pointe est à un millimètre du sommet ; ce millimètre ne s'allonge pas sensiblement. — I, début de l'expérience ; II, après une heure ; III, après deux heures ; IV, après sept heures ; V, après vingt-trois heures. On voit que la zone de plus forte croissance correspond à la tranche 2, et la zone de plus forte courbure à la tranche 3 ; 4 et 5 ne se sont que peu allongées (Sachs).

Mais il reste impossible de dire pourquoi l'orientation oblique provoque ainsi une accélération de croissance du côté supérieur, un retard du côté inférieur.

Géotactisme et géotropisme. — Les phénomènes précédents supposent, *pour la région en voie de croissance* de la racine, une *sensibilité* particulière à la gravité, qui lui permet de réagir par une courbure à l'action inégale de la

pesanteur et de reprendre la direction verticale descendante, sa direction d'équilibre, d'ailleurs compatible avec un meilleur accomplissement de ses fonctions.

On nomme *géotactisme* cette sensibilité à la pesanteur, et *géotropisme* la propriété qu'a la racine de manifester l'action inégale de la pesanteur par une courbure. La courbure se produisant de haut en bas, dans le sens même de la force de gravité, le *géotropisme* de la racine est dit *positif*.

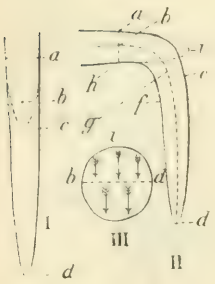


Fig. 604.

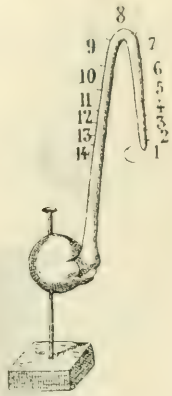


Fig. 605.

Fig. 604. — I, racine verticale, en voie d'allongement ; *ac*, zone soumise à la croissance en longueur ; *b*, foyer de croissance (cellules initiales), quand le sommet est en *c*; *cd*, allongement. — II, *acd*, racine courbée géotropiquement ; l'allongement *bgd* correspond à l'allongement I, *ad*, de la racine verticale. — III, coupe transversale de la racine précédente, montrant l'orientation de la pesanteur, par rapport au plan *bd* (II, *bgd*), pour lequel l'allongement est le même que dans la racine verticale.

Fig. 605. — Plantule de Pois, retournée. Avant le retournement (voir figure 584), on a tracé sur la racine 14 divisions, distantes d'un demi-millimètre. La figure représente la plantule après le retournement, mais grossie d'un tiers. On voit que le maximum de croissance, comme le maximum de courbure, correspond au quatrième millimètre ; le 1er et 7e millimètres ne se sont pas sensiblement accrus (comparer à la figure 584, II, qui donne la vraie grandeur).

Dans la tige, au contraire, ainsi que dans certaines racines aériennes (Orchidées, Gui), le géotropisme est *négatif*, puisque le membre se courbe de bas en haut (fig. 601, *ac*) : le poids de ce dernier se trouve alors opposé à l'action géotropique, tandis qu'il favorise la courbure dans la racine.

Il peut même arriver que le poids du membre soit supérieur à l'effort géotropique négatif, comme dans les tiges volubiles grêles, qui, en effet, ne peuvent se soutenir dans l'air.

Tout membre qui a achevé sa croissance cesse par là même d'être sensible à la pesanteur.

2° Racine verticale. — Les faits précédents ne permettent aucune déduction ferme, relative à l'action qu'exerce la pesanteur sur la croissance de la racine, lorsque cette dernière est dirigée verticalement. Tout au plus peut-on remarquer qu'au niveau du foyer de croissance

(fig. 604, I, *b*), la pesanteur agit vers l'extérieur de la racine, en direction centrifuge, et que peut-être, là aussi, et jusqu'au sommet, elle exerce une action retardatrice, comme dans la zone inférieure d'une racine couchée horizontalement ; mais on n'a aucune preuve de cette induction, faute de pouvoir supprimer la pesanteur.

Géotropisme partiel ou nul des radicelles. — Les radicelles n'obéissent pas au même degré que le pivot à la pesanteur : elles se fixent dans une direction oblique, d'inclinaison variable avec l'ordre des radicelles considérées, et sensiblement constante pour les radicelles primaires : leur géotropisme est, en un mot, *partiel*, et non *total*, comme celui du pivot.

En sorte que si l'on vient à retourner une plante en pot, la pointe du pivot se recourbe entièrement, tandis que les radicelles en voie de croissance reprennent simplement l'obliquité qui les caractérisait avant le retournement.

Les plus fines radicelles paraissent dépourvues de géotactisme, leur direction dans le sol étant quelconque.

Suppression de la courbure géotropique. — Pour empêcher une racine en voie de croissance, placée horizontalement ou obliquement, de se courber vers le sol, il suffit, d'après ce qui précède, d'*égaliser l'action de la pesanteur*, tout autour de l'axe du membre.

A cet effet, on fixe des plantules de Lupin, de Fève, de Vesce, etc., sur le pourtour d'une roue verticale (fig. 606, C), d'environ 40 centimètres de rayon, animée d'un mouvement de rotation uniforme, grâce à un système d'horlogerie : le *mouvement* doit être *lent*, tel, par exemple, que la roue ne fasse qu'un tour en un quart d'heure. L'appareil est ensuite placé dans une chambre humide, à une température convenable.

Dans ces conditions, la gravité exerce évidemment la même action sur toutes les faces de la racine à chaque tour ; or, il ne se produit aucune courbure, et la racine continue à croître suivant son axe, comme si elle était restée verticale. Mais il suffit d'arrêter l'appareil pour que, du soir au lendemain, les pointes des racines se recourbent vers le bas.

On a vérifié que, sous l'influence de cette *action égale de la pesanteur*, l'intensité de la croissance en longueur reste la même que dans la racine libre, dirigée verticalement de haut en bas.

Quand la vitesse de rotation devient assez grande pour

donner lieu à une *force centrifuge* notable (fig. 606, D), lorsque par exemple la roue fait de 150 à 200 tours par minute (ce qui peut correspondre, selon le rayon du cercle décrit par les plantules, à une force de 15, 20 et 30 fois supérieure à la pesanteur, laquelle devient ainsi négligeable), la racine, fixée parallèlement à l'axe de la roue, obéit à cette force nouvelle, comme elle obéit dans les conditions normales à la pesanteur,

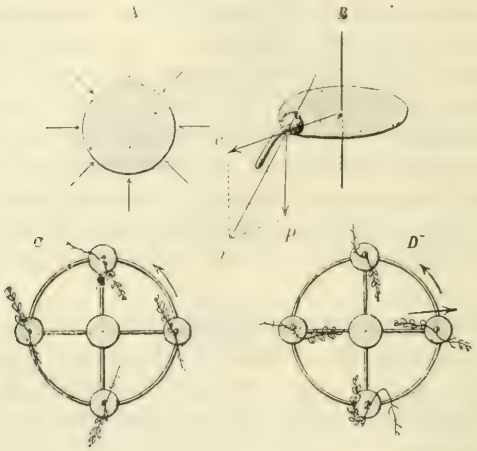


Fig. 606 à 609. — A, racine horizontale immobile, supposée soumise à l'action d'une force radiaire, égale à la pesanteur et qui tournerait autour de la racine. L'effet serait le même que pour une racine horizontale, tournant autour de son axe : pas de courbure. — B, racine jeune, issue d'une graine, tournant avec une vitesse notable autour d'un axe vertical ; *p*, force représentant le poids de la racine ; *c*, force centrifuge ; *r*, résultante des deux forces, parallèlement à laquelle se dirige la racine. — C, roue verticale à rotation lente : les plantules continuent à s'allonger suivant leur propre direction. — D, roue verticale à rotation rapide : les racines se dirigent centrifugalement; les tiges, centripétalement.

c'est-à-dire qu'elle se dirige sensiblement suivant le prolongement du rayon, *dans le sens même de la force centrifuge.*

C'est l'inverse pour la tige, qui, dans les mêmes circonstances, se rapproche du centre.

Lorsque la racine est fixée sur le pourtour d'une roue horizontale, mobile autour d'un axe vertical (fig. 606, B), de manière que l'axe de la racine se trouve dans le prolongement d'un rayon, la pesanteur n'est plus égalisée, et une courbure géotropique tend à se produire. Si la vitesse de rotation est assez grande pour introduire une force centrifuge sensible (B, *c*), la racine, au lieu de se diriger verticale-

ment de haut en bas, comme si la roue était immobile, se dirige suivant la résultante (*r*) de la force de gravité (*p*) et de la force centrifuge (*c*).

Induction géotropique. — L'action fléchissante de la pesanteur constitue un *phénomène d'induction*, c'est-à-dire qu'entre le moment où la pesanteur commence à agir sur la racine horizontale et celui où apparaît la courbure, il se passe un certain temps, pendant lequel s'accomplissent les modifications protoplasmiques, qui occasionnent, par une variation de turgescence, la variation d'intensité de croissance, et par suite la courbure géotropique.

On peut en dire autant de l'action des autres excitants (p. 447).

Utilité du géotropisme positif. — Grâce à son géotropisme positif, la racine principale ne se trouve en équilibre stable que dans la direction verticale descendante ; dès qu'elle en est momentanément éloignée par quelque obstacle du sol, elle y revient après l'avoir contourné. Or, non seulement la racine dirigée verticalement se trouve mieux fixée au sol nourricier que la racine oblique, mais elle assure le libre épanouissement de la tige et des feuilles dans l'atmosphère : le géotropisme positif du pivot, ainsi d'ailleurs que celui des radicelles, est donc de toute utilité à la plante.

Remarquons qu'il existe pour la racine principale une seconde direction d'équilibre, savoir, la direction verticale de bas en haut ; mais cet équilibre, d'ailleurs difficile à réaliser, est essentiellement instable ; car il suffit d'un très léger écart, réalisé effectivement par la nutation de l'organe, pour que l'action géotropique se manifeste à nouveau (fig. 602) et ramène la racine dans sa direction descendante normale.

2. — Tige. — 1° Tige aérienne horizontale ou oblique. — Contrairement à la racine, la tige principale en voie de croissance est douée de *géotropisme négatif*, grâce auquel elle s'élève verticalement dans l'atmosphère, où elle étale librement ses feuilles.

Placée horizontalement (fig. 611), la tige relève graduellement son extrémité, pour reprendre la direction verticale d'équilibre stable. Ici, la croissance est accélérée sur la face inférieure du membre, et retardée sur la face supérieure, par rapport à ce qu'elle est dans la même tige verticale. En

d'autres termes, la pesanteur exerce une action accélératrice, là où sa direction est centrifuge (fig. 604, III), par rapport au plan (*bd*), où la vitesse de croissance se trouve être la même

Fig. 610.

Fig. 611.

Fig. 610. — Nœud d'une Graminée, préalablement couchée, au niveau duquel s'est opéré le redressement de la portion terminale de la tige.

Fig. 611. — Groupe de plantules de Lupin, abandonnées à plat, la racine dans un peu d'eau : l'hypocotyle se redresse en quarante-huit heures.

que dans la tige verticale, et une action modératrice, là où sa direction est centripète par rapport à ce même plan.

Sur la roue verticale à rotation uniforme lente (fig. 606, C), la tige continue à s'allonger suivant son axe, comme la racine, puisque l'action de la pesanteur se trouve alors égalisée tout autour du membre.

La direction d'équilibre instable de la tige est la direction verticale descendante : le moindre écart, dû par exemple à la nutation, suffit à établir une polarité et par suite à provoquer le redressement, par une courbure géotropique négative (fig. 612, 613).

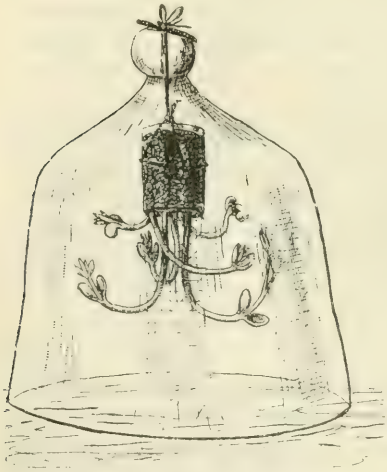


Fig. 612. — Plantules de Lupin renversées : les tiges, encore pourvues des cotylédons, se redressent.

Les nœuds des Graminées (fig. 610) offrent une remarquable sensibilité à la pesanteur et qui dure parfois bien après la cessation de la croissance dans les entre-nœuds adjacents. C'est à ce géotactisme si développé que le Blé couché par l'orage (*verse* des Céréales) doit de pouvoir redresser sa tige, au grand avantage de la floraison de la plante.

Contrairement à ce qui a été dit plus haut pour la racine (p. 431), ces nœuds (Avoine, Blé) s'accroissent beaucoup plus sur la roue verticale en voie de rotation lente, où l'action de la pesanteur est égalisée, que dans la plante dressée normale.

2° Tige aérienne verticale. — Si l'on veut faire intervenir pour la tige verticale en voie de croissance la considération développée plus haut pour la racine, on est amené à admettre que la pesanteur exerce ici sur la croissance une action modératrice, puisque cette force est dirigée vers l'intérieur de la tige, qu'elle est, en un mot, centripète, comme dans la zone supérieure de la tige couchée horizontalement. Mais ce n'est là qu'une induction.

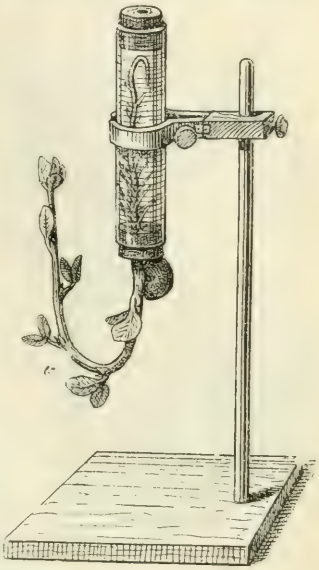


Fig. 613. — Plantule de Fève, encore pourvue de ses cotylédons et retournée, la racine dans l'eau. La tige se relève et le pivot se recourbe vers le bas ; les radicelles (5 rangées) ne se sont pas encore, ici, recourbées obliquement.

Géotropisme des rameaux. — Les rameaux et pédicelles floraux primaires de la tige sont orientés par la pesanteur dans une *direction oblique*, telle qu'elle corresponde à une action égale de la pesanteur sur toutes leurs faces ; leur *géotropisme* est *partiel*.

Si l'on vient à retourner la plante (fig. 615), ces rameaux

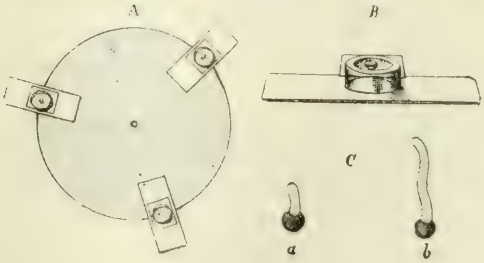


Fig. 614. — A, roue verticale à rotation lente portant trois cellules de verre dans lesquelles on a semé des spores de Moisissures. — B, cellule isolée ; la lamelle qui la couvre porte intérieurement la goutte de solution nutritive dans laquelle germent les spores. — C, germination de spores de Stérigmatocyste (Ascomycète) : *a*, dans une culture fixe ; *b*, dans une culture mobile.

se courbent petit à petit (C), se tordent sur eux-mêmes (B) et reprennent ainsi leur direction oblique normale de bas en haut.

Les rameaux secondaires, tertiaires, etc., croissent dans des directions quelconques et paraissent dépourvus de sensibilité à la pesanteur.

Fig. 615. — Géotropisme négatif des pédicelles floraux. — A, plant d'Aconit renversé, maintenu dans la direction verticale par un fil passant sur deux poulies et terminé par un poids tenseur. Dans ces conditions, le pédicelle floral *se relève* dans une première phase (C), ce qui place l'ouverture de la fleur face à l'axe de l'inflorescence ; puis il *se tord* sur lui-même dans une seconde phase (B), ce qui amène l'ouverture de la fleur en opposition avec cet axe.

Dans divers arbres (Pin Laricio), les rameaux annuels sont doués d'un géotropisme négatif total : ils se dressent en effet verticalement, comme la tige principale, à l'extrémité des branches obliques plus anciennes qui les portent, pour s'infléchir plus tard à leur tour.

D'autre part, un rameau, actuellement doué de géotropisme partiel, acquiert le géotropisme total, lorsqu'on supprime la portion de tige principale qui le surmonte : l'activité nutritive du rameau, devenue plus intense par suite de cette suppression, se traduit, non seulement par une accélération de la croissance, mais encore par une sensibilité plus grande à la gravité. De là le redressement du rameau considéré, qui peu à peu se place dans le prolongement de la tige principale, dont il acquiert du reste la structure et avec laquelle il forme un sympode (p. 258).

3. — Feuille. — Lors de l'épanouissement des feuilles, la pesanteur intervient pour donner à ces organes leur orientation définitive ; car il suffit de retourner une plante en pot pour voir le pétiole des feuilles en voie de croissance se tordre peu à peu sur lui-même et se redresser, pour ramener le limbe dans la position normale.

L'influence de la pesanteur cesse, dès que la croissance de

la feuille est achevée, sauf toutefois au niveau des *renflements moteurs* des feuilles composées (Haricot, Mimosa, voy. *Mouvement*).

Ces renflements restent pour ainsi dire indéfiniment turgescents et sensibles à la pesanteur, comme les nœuds des Graminées. Après renversement d'un plant de Haricot, les folioles de chaque feuille composée pennée se retournent, par torsion autour de leur renflement basilaire propre ; en même temps, le pétiole principal se redresse, par une courbure du renflement moteur principal qui l'attache à la tige.

Ce renflement principal, dont la turgescence augmente alors

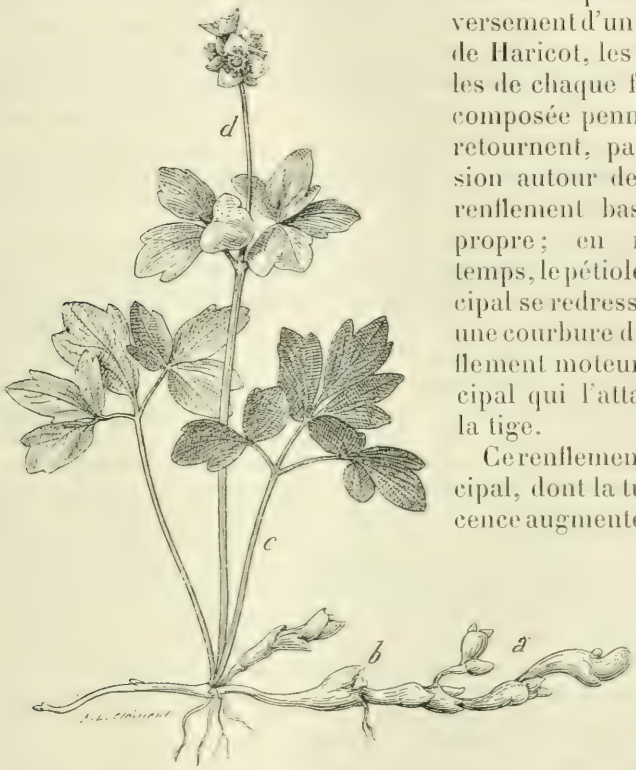


Fig. 616. — Adoxe Moscatelline (gr. nat.). — *a*, rhizome blanc, rameux ; *b*, écailles charnues, avec bourgeons axillaires ; *c*, feuilles radicales, d'ordinaire à trois divisions principales ; *d*, tige florifère, avec deux feuilles courtes et une tête de petites fleurs verdâtres à 3 ou 4 pétales.

sur la face inférieure, est, on le voit, négativement géotropique, comme la tige.

La pesanteur exerce aussi une action sur le *développement des spores* : la germination est accélérée, lorsqu'elle se produit sur la roue verticale à rotation lente, où l'action de la pesanteur est égalisée (fig. 614, C, *b*).

Orthotropie et plagiotropie. — Tout membre (tige, racine

ou pétiole de feuille), qui se développe verticalement, est dit *orthotrope*. Quand la direction d'équilibre est au contraire horizontale (fig. 616, *a*), ce qui différencie une face supérieure et une face inférieure, le membre est qualifié de *plagiotrope* (rhizomes sympodiques, p. 260).

Dans le Polygonate (vulg. *Sceau de Salomon*), par exemple (fig. 346), les articles (*ab*) du rhizome sont plagiotropes, tandis que la portion terminale (*d*) des pousses annuelles successives, dont ces mêmes articles représentent la base, s'élève verticalement dans l'air pour y fleurir et fructifier et se montre par là nettement orthogéotropique. Le plagiotropisme constitue manifestement ici un avantage pour la conservation de la portion vivace de la tige.

Il est possible que la portion souterraine plagiotrope (fig. 616, *a*) ne diffère de la portion aérienne orthotrope (*d*) que par une orientation particulière des zones organiques géotropiquement excitables.

Variations du géotropisme. — Par suite d'adaptation à un milieu spécial, notamment au milieu aquatique, les racines peuvent éprouver des modifications durables dans leur impressionnabilité à la pesanteur, et, par suite, dans la direction que leur imprime cette dernière force.

C'est ainsi que les Rhizophores ou Palétuviers, les Avicennes (Verbénacées), etc., qui végètent le long des fleuves marécageux des régions tropicales ou même au bord des rivages, dressent verticalement leurs racines, souvent nombreuses et serrées, hors de l'eau. Il y a là une adaptation de l'organe à une respiration plus libre, qu'entraverait la vase où le géotropisme positif total tend à enfoncer la racine.

L'expérience directe a montré, du reste, que le milieu aquatique tend à redresser même les racines de plantes normalement terrestres (Canne à sucre...). D'autre part, on sait qu'en sol humide, les radicelles viennent ramper au voisinage de la surface.

C'est encore une variation héréditaire du géotropisme qui a donné lieu aux variétés d'arbres, dits *pleureurs* (Saule, Frêne,...), aux rhizomes plagiotropes (Iris...), etc.

Influence de la lumière. — Ajoutons que la *lumière influe sur le géotropisme*. C'est ainsi que divers rhizomes plagiotropes, notamment celui de l'Adoxe Moscatelline (*Adoxa Moschatellina*) (fig. 616), s'enfoncent dans le sol, lorsqu'on les éclaire, quelle que soit du reste la face du membre qui se trouve soumise à l'action de la lumière.

CHAPITRE III

INFLUENCE DE LA RADIATION SUR LA CROISSANCE

Dans la radiation totale émise par le noyau solaire, il y a lieu de distinguer la *lumière*, ou *radiation lumineuse*, de la *chaleur*, ou *radiation calorifique*.

Cette dernière comprend seulement les radiations élémentaires de faible et de moyenne réfrangibilité, savoir : les radiations infrarouges du spectre solaire, qui sont exclusivement calorifiques, et les radiations étagées du rouge extrême au jaune, qui sont à la fois calorifiques et lumineuses.

I. — INFLUENCE DE LA LUMIÈRE

L'effet général de la lumière est d'apporter un *retard à la croissance*. La lumière peut agir *également*, ou *inégalement*, sur la plante : considérons successivement les deux cas.

1° Action égale de la lumière. — Pour mettre en évidence l'action retardatrice de la lumière, il suffit de comparer les accroissements de deux plantules de même espèce, choisies aussi semblables que possible, et placées l'une à l'obscurité complète, l'autre à une lumière d'intensité égale de tous côtés, la pleine lumière du jour par exemple : la plantule obscurcie s'allonge notablement plus que la plantule éclairée (fig. 617).

Au bout de quinze jours de germination, par exemple, des plantules de Lupin allongent leur hypocotyle environ trois fois plus à l'obscurité que dans les conditions normales ; une différence tout aussi frappante caractérise les premières feuilles d'une germination de Blé étiolé et de Blé vert, ainsi que les feuilles de diverses autres Monocotylédones (Lis, Jacinthe...).

Le retard maximum de croissance, dû à la lumière, se pro-

duit, dans chaque espèce, pour un éclairement déterminé, dit *optimum*, au-dessus et au-dessous duquel le retard décroît progressivement.

On donne le nom de *phototactisme* à la sensibilité de la plante à la lumière. L'avantage qui en résulte pour la plante est évident : en s'allongeant plus lentement à la lumière, la tige gagne en solidité et, par là même, assure l'épanouissement de ses rameaux feuillés, d'autant mieux qu'à la lumière la plante bénéficie des principes plastiques qui résultent de l'assimilation chlorophyllienne de l'anhydride carbonique, tandis qu'à l'obscurité elle perd sans cesse du carbone sous cette dernière forme et va en s'affaiblissant peu à peu.

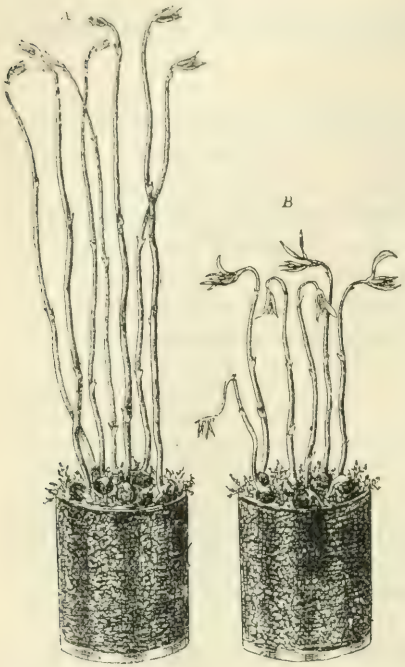


Fig. 617 et 618. — Germinations de Vesce, de même âge. — A, à l'obscurité. — B, à la lumière.

Après quelques semaines de germination à l'obscurité, les plantules étiolées de Haricot, de Lupin, jusque-là turgescentes, deviennent flasques et s'affaissent, par suite de leur trop grande élongation, et aussi par suite d'inanition.

2° Action d'une lumière unilatérale : phototropisme. — Au lieu de soumettre la plante à une lumière égale, éclairons simplement l'une de ses faces, en disposant, par exemple, la tige verticale d'une plantule dans une chambre noire, parallèlement à une fente qui donne passage au faisceau lumineux incident. La face éclairée étant seule retardée dans sa croissance, tandis que l'autre se comporte sensiblement comme à l'obscurité, il en résulte une *courbure de la tige vers la source lumineuse* (fig. 619); cette courbure atteint son maximum, d'ailleurs variable avec

la plante, pour un *éclairement optimum* déterminé, au-dessus et au-dessous duquel le retard va en diminuant.

Si, avec une flamme artificielle constante, celle du gaz par exemple, d'*intensité* I, on détermine, par éloignement progressif de la source, la distance *d* pour laquelle la courbure est maximum, $\frac{I}{d^2}$ sera l'*éclairement* optimum de cette flamme.

Il suffit de quelques heures d'éclairement unilatéral par la pleine lumière du jour, en arrière d'une fenêtre étroite par exemple, pour que la tige verticale d'une plantule de Vesce s'in-

Fig. 619. — Germination de Vesce cultivée (*Vicia sativa*), sous l'action d'une lumière unilatérale, agissant suivant la flèche : forte courbure phototropique.

fléchisse de 20 à 30 degrés vers la source, tant est grande la sensibilité de cette plante à la lumière. Avec la flamme du gaz agissant à l'éclairement optimum, la courbure atteint près de 90 degrés au bout de quatre heures (fig. 619) ; après quoi, la tige continue à croître dans la direction de la source.

La croissance de la tige des Mousses est de même fortement influencée par la lumière (fig. 625).

On donne le nom d'*héliotropisme*, ou plus généralement de *phototropisme*, à cette faculté de la plante de traduire par une courbure l'action retardatrice exercée sur sa croissance par une lumière unilatérale ; mais remarquons dès maintenant que la direction du membre considéré, soumis à l'action unilatérale de la lumière, représente en réalité la résultante de l'action phototropique et de l'action géotropique (p. 447).

Phototropisme positif. — Le phototropisme est dit *positif*, quand le membre considéré s'infléchit vers la lumière inci-

dente, ce qui est toujours le cas pour la tige, lorsqu'on opère, comme il vient d'être dit, dans la chambre noire, avec une lumière qui donne l'éclairement optimum ou un éclairement inférieur.

Diverses feuilles (Haricot) témoignent aussi de leur phototropisme positif par leur inflexion vers la source.

L'avantage du phototropisme positif de la tige est de tendre à orienter les feuilles face à la lumière solaire, qui leur est nécessaire pour l'accomplissement de leurs fonctions.

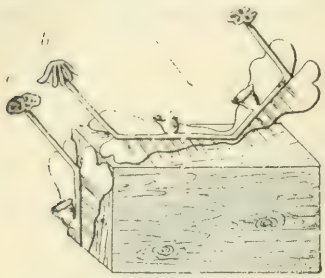


Fig. 620. — Thalle de Marchantia, avec urnes à propagules et chapeaux fructifères, développé sur un morceau de tourbe ; la flèche indique la direction de la radiation lumineuse, fixée au moyen d'un héliostat. Le thalle s'oriente, à droite, perpendiculairement à la radiation. Les chapeaux mâles (*a*) et femelles (*b*) (ces derniers découpés, mais normalement portés par des thalles distincts) se dirigent suivant la radiation (figure schématique).

C'est une action phototropique positive qui infléchit si fortement vers la lumière le pédicelle floral en voie de croissance de nombreuses espèces.

Mais tandis que certaines fleurs ou inflorescences, notamment le capitule de l'Hélianthe annuel (Soleil), restent fixes, une fois qu'elles se sont infléchies sous l'action du soleil levant, d'autres au contraire (Pavot, Salsifis des prés), douées en cela d'une plus grande sensibilité, tournent avec le soleil et s'infléchissent successivement de l'est vers le sud, puis du sud vers l'ouest, parce que, chez elles, les faces du pédicelle successivement éclairées sont le siège d'un retard de croissance assez marqué pour entraîner quotidiennement ces diverses courbures.

Pendant la nuit, le géotropisme négatif exerçant seul son action, la tige se trouve plus ou moins complètement ramenée dans la direction verticale.

Le *thalle* des Cryptogames est aussi doué de phototropisme positif. Celui du Marchantia (Hépatique), par exemple, s'oriente perpendiculairement à la radiation incidente (fig. 620), tandis que les chapeaux fructifères, générateurs des gamètes, placent leurs pédicelles dans la direction même de cette radiation.

Phototropisme négatif. — Le phototropisme est dit *négatif*, quand le membre se courbe en s'éloignant de la lumière,

parfois jusqu'à se placer dans le prolongement des rayons incidents.

a) Cet éloignement peut résulter de ce que l'éclairement de la face directement exposée à la radiation est notablement supérieur à l'éclairement optimum. Dans ce cas, le retard apporté à la croissance sur cette face est, comme l'on sait, d'autant plus faible que l'éclairement se trouve plus éloigné de l'optimum. Remarquons, d'autre part, que, grâce à la lumière transmise au travers du corps, la face opposée subit, elle aussi, une action retardatrice. Or, l'éclairement incident peut être assez considérable pour que le retard soit plus marqué sur la face qui n'est pas directement éclairée, à cause de la lumière transmise, que sur l'autre : la courbure se produira alors évidemment du côté opposé à la lumière incidente.

On le voit, le *phototropisme négatif n'implique pas*, comme il semble au premier abord, *que la lumière accélère la croissance* de la face éclairée ; son action est bien, dans tous les cas, retardatrice.

Le plus grand nombre des racines se montrent indifférentes à la lumière. Toutefois, quelques racines aériennes (Orchidées épiphytes) ou terrestres (Moutarde, Tradescantia), soumises à un éclairement unilatéral, témoignent aussi d'un phototropisme négatif.

b) Le même phénomène se manifeste dans des organes éclairés de tous côtés, mais inégalement (ce qui revient d'ailleurs au cas précédent).

Ainsi, une tige, qui, éclairée d'un côté seulement et obscurcie de l'autre, accuse un phototropisme nettement positif, peut s'infléchir en sens inverse de la source, quand cette dernière agit sur l'une des faces du membre sous un éclairement notablement supérieur à l'optimum, alors que l'éclairement de la face opposée, dû par exemple à la lumière diffuse, se trouve être plus voisin de ce même optimum, un peu inférieur par exemple. Il arrive alors que le retard de croissance soit moindre pour la face la plus fortement éclairée, ce qui entraine une courbure vers la face opposée.

Le phototropisme négatif apparait chez diverses plantes avec l'âge. Dans la Capucine, par exemple, les portions supérieures encore jeunes de la tige recherchent la lumière, tandis que les entrenœuds inférieurs la fuient.

L'hypocotyle du Gui (voy. *Parasitisme*) est aussi négativement phototropique, et cette propriété favorise la fixation de la plantule aux arbres sur lesquels germe la graine de ce parasite.

Influence prépondérante des radiations violettes. — L'action retardatrice des radiations lumineuses de diverse réfrangibilité est très inégale. Les plus puissantes sont les *radiations bleues* et *surtout violettes ;* viennent ensuite les rayons rouges, puis seulement les jaunes et les verts.

a Pour déterminer ces actions, en *lumière égale*, on fait végéter des plantules de même âge et de même taille sous des *cloches de verre monochromatiques*, ou sous des *écrans liquides*, colorés de l'une des couleurs principales du spectre.

Une solution de sulfate de cuivre ammoniacal, par exemple,

versée dans le pourtour d'une cloche de verre à double paroi, ne laisse passer que le bleu ; une solution de bichromate de potassium, seulement le jaune et l'orangé, etc.

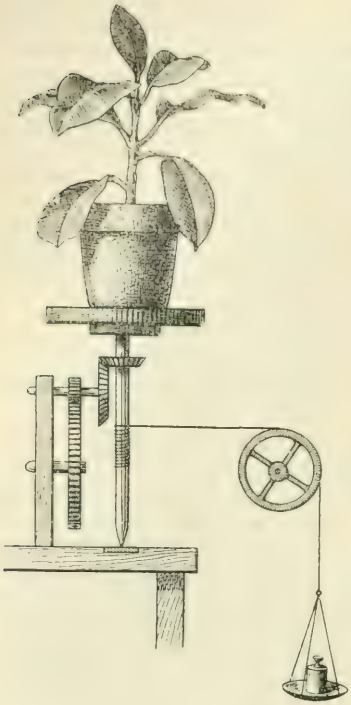


Fig. 621. — Clinostat. — La plante est fixée sur un plateau horizontal, mobile autour d'un axe vertical, pour égaliser l'action d'une lumière unilatérale. Le plateau est mis en mouvement, selon la vitesse à obtenir, par le balancier d'une horloge, ou par un moteur (dynamo), grâce à l'intermédiaire du système de roues d'engrenage seul représenté dans la figure.

A droite, le poids sert à équilibrer les résistances passives de l'appareil, lorsqu'on se borne à employer la force motrice de l'horloge, laquelle est relativement faible (figure schématique) (Thury).

On peut encore faire tourner les plantules, disposées verticalement dans la chambre noire, sur un plateau horizontal, en face de la radiation simple étudiée (fig. 621). L'action retardatrice reste ici égale, puisqu'à chaque tour les divers côtés de la plantule passent d'un mouvement uniforme lent, grâce à un système d'horlogerie ou à un moteur, en face du faisceau incident; toutefois, la distance des plantules à la source change un peu aux divers temps de la rotation.

Un semblable dispositif, destiné à *égaliser l'action de la lumière*, porte le nom de de *clinostat*.

b) Si maintenant l'on considère une *lumière unilatérale*, on trouve encore que les courbures phototropiques les plus prononcées (fig. 619) sont celles provoquées par les radiations violettes et bleues.

L'action de la lumière rouge est sensiblement plus faible, et celle de la lumière jaune à peu près nulle.

Pour cette recherche, on peut placer des plantules (Vesce. Blé) aussi semblables que possibles, à tige verticale, dans les diverses régions d'un spectre solaire suffisamment large et pur, séparées les unes des autres par des écrans (fig. 101).

Il est à remarquer que les plantules placées dans l'infra-rouge au voisinage du rouge et dans l'ultra-violet au voisinage du violet s'infléchissent respectivement, comme celles de ces deux régions lumineuses. Plus loin du spectre lumineux, l'action fléchissante va en diminuant ; mais elle reste encore sensible, dans l'ultra-violet, là où les sels d'argent n'éprouvent plus de décomposition et où les substances fluorescentes (sulfure de baryum) cessent de s'illuminer.

La tige comme photomètre. — Si la tige, actuellement verticale, d'une plante très sensible à la lumière (Vesce...) est soumise, sur deux de ses faces diamétralement opposées, à deux sources d'intensité différente I et I_1, mais placées à des distances d et d_1 de la tige, telles qu'il ne se produise aucune courbure, on pourra, connaissant l'une des intensités, I par exemple, déterminer l'autre.

On a, en effet, l'éclairement étant le même :

$$\frac{I}{d^2} = \frac{I_1}{d_1^2}; \text{ d'où : } I_1 = I\,\frac{d_1^2}{d^2}$$

Conséquemment, pour vérifier que deux sources sont de même intensité, il suffit de les disposer à égale distance des deux faces opposées de la plantule verticale. S'il y a courbure, c'est que les intensités lumineuses sont différentes, et à supposer, par exemple, que les éclairements des deux faces soient tous deux supérieurs à l'optimum, la source la moins intense, c'est-à-dire la plus rapprochée de l'optimum, sera celle vers laquelle s'infléchira la plantule.

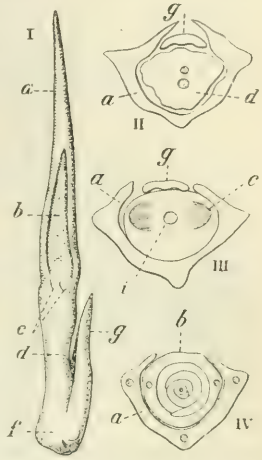


Fig. 622. — I, embryon de l'Avoine ; *a*, cotylédon, qui enveloppe, comme d'une gaine, la gemmule *b* ; *c*, trace de deux racines latérales, nées de la tigelle *d* ; *f*, base de la tigelle avec *radicule incluse* (voy. fig. 365) ; *g*, épiblaste (second cotylédon ?). — II, section transversale au milieu de la tigelle ; au centre deux cordons procambiaux. — III, section transversale au niveau des deux racines latérales *c* ; *i*, faisceau procambial unique. — IV, niveau de la gemmule *b*.

Relation entre le phototropisme et la croissance. — D'ordinaire, le maximum de courbure phototropique coïncide avec la zone de plus forte croissance ; mais cette coïncidence n'est pas nécessaire.

Il peut arriver, en effet, que l'excitabilité à la lumière ou *phototactisme* soit plus faible dans la zone de plus forte croissance que dans les zones avoisinantes, auquel cas le maximum de courbure peut se trouver reporté un peu au-dessus ou au-dessous de cette zone. Ainsi, dans le cotylédon d'une plantule d'Avoine (fig. 622, I, *a*), la courbure phototropique est sensiblement moins accusée, lorsqu'on éclaire la zone de forte croissance (du 6e au 10e millimètre environ à partir du sommet), que lorsqu'on éclaire

seulement les trois millimètres terminaux, où la vitesse de croissance est notablement plus faible.

Dès que la croissance cesse dans le membre considéré, le phototropisme s'annule ; mais il n'en résulte pas une extinction correspondante de l'excitabilité protoplasmique à la lumière. Cette dernière propriété, le phototactisme, est indépendante de la croissance, et certains faits per-

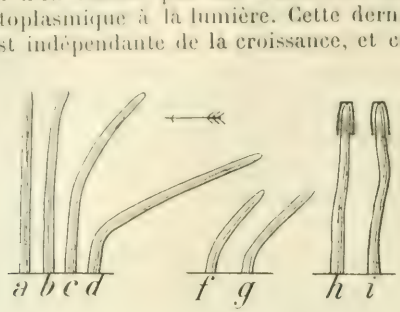


Fig. 623. — *a-d*, courburos phototropiques du cotylédon de l'Avoine (*Avena sativa*) ; *a*, avant l'exposition à la lumière unilatérale ; *b*, après 1 h. 1/2 ; *c*, après 2 h. 1/2 ; *d*, après 7 h. 1/2 ; *f*, *g*, courbure de la portion du cotylédon, située hors du sol, après 5 h. 3/4 ; la plus forte courbure se trouve ici dans la portion basilaire (premier centimètre), couverte de terre ; *h*, *i*, cotylédons dont le sommet a été recouvert d'une calotte de papier d'étain : l'inflexion est faible au bout de 5 h. 3/4, mais s'accentue ensuite, pour devenir comme *g* (Rothert).

mettent d'admettre qu'elle subsiste effectivement dans la tige et la feuille, après la cessation de leur allongement.

Marche de la courbure phototropique. — Considérons, par exemple, le cotylédon de l'embryon de l'Avoine (fig. 622, *a*), sorte d'étui cylindrique, aplati dans sa portion supérieure, que traverse la première feuille de la gemmule (*b*), au cours du développement. Ce cotylédon, qui atteint jusqu'à 3 centimètres de longueur pendant la germination, est fortement et positivement phototropique dans ses 3 millimètres terminaux; plus bas, et notamment dans la zone de plus forte croissance, qui s'étend du sixième au dixième de millimètre, la sensibilité à la lumière est plus faible.

Soumis à une radiation artificielle unilatérale dans la chambre noire, le cotylédon commence son inflexion, dans la région terminale, au bout d'environ une heure (fig. 623, *b*). La *courbure se propage* ensuite (*c*), en s'accentuant, vers la base de l'organe, si bien, qu'au bout de trois heures, le cotylédon se trouve arqué sur presque toute sa longueur. Après quoi, la courbure se localise dans la région basale (*d*), tandis que le reste du membre se tend rectilignement. La direction définitive de cette portion supérieure, résultante des actions géotropique et phototropique, correspond à un angle maximum d'écart d'environ 80 degrés par rapport à la verticale.

Une tige verticale de Vesce s'infléchit d'environ 90° (fig. 619), après quatre heures d'éclairement optimum unilatéral.

Ce qui prouve que les excitations lumineuses locales, et conséquemment les courbures qu'elles provoquent, peuvent se propager le long d'un membre de la plante, c'est que le cotylédon de l'Avoine reste encore le siège d'une courbure très nette à sa base, lorsque sa pointe seule est

éclairée, toute la région inférieure se trouvant obscurcie par un étui de papier d'étain ou de papier noir.

Il y a également courbure dans le cas inverse (fig. 623, *i*).

Induction phototropique. — Comme les courbures dues à la pesanteur, celles qui résultent de l'action inégale de la lumière ne se réalisent pas instantanément, mais par *induction* : c'est-à-dire que la lumière met simplement en jeu l'excitabilité de l'organe, laquelle, à son tour, retentit sur la turgescence et par suite sur la croissance; après quoi seulement, les variations de cette dernière se traduisent par l'inflexion.

Aussi la courbure par laquelle se traduit une excitation actuelle se produit-elle aussi bien lorsque la lumière cesse ensuite d'agir, que lorsqu'elle continue à exercer son action; c'est ce que l'on peut vérifier avec une tige de Vesce, qui reste encore verticale après une heure d'éclairement et qui se courbe ensuite notablement, lorsqu'on l'abandonne à l'obscurité.

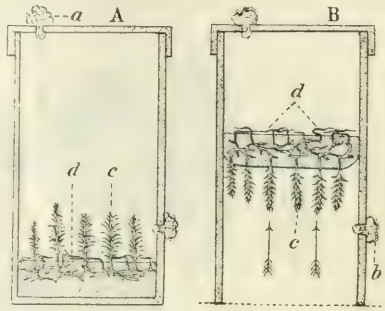


Fig. 624 et 625. — Culture de Polytric (*Polytrichum juniperinum*, Mousse) dans une couche d'argile humide. — *a*, *b*, tampons d'ouate, assurant le renouvellement de l'air. — A, culture à l'obscurité; *c*, tige feuillée dressée; *d*, rhizomes. — B, culture obscurcie en dessus, et éclairée en dessous par la lumière que projette un miroir. Les tiges feuillées *c* se développent ici de haut en bas, malgré le géotropisme négatif, témoignant par là de la puissance de leur phototropisme positif; *d*, rhizomes, du côté obscurci (Bastit).

Combinaison du géotropisme et du phototropisme. — Lorsque la plante est soumise à une radiation unilatérale, la direction d'équilibre des membres éclairés correspond à la résultante des actions phototropique et géotropique.

a) Considérons par exemple une *tige*, primitivement verticale, maintenant infléchie par une lumière unilatérale, agissant à l'éclairement optimum.

Si l'inflexion est très marquée et si l'éloignement ou le rapprochement de la source ne la modifient guère, comme c'est le cas pour la Vesce, plante très sensible à la lumière, on en conclut que l'action géotropique est négligeable par rapport à l'action phototropique.

Il en est ainsi encore pour la tige des Mousses : un rhizome de Polytric (fig. 624, B), éclairé par un faisceau lumineux dirigé verticalement de bas en haut, développe toutes ses pousses feuillées nouvelles verticalement de haut en bas.

C'est tout le contraire pour les plantes, comme l'Hélianthe tubéreux (Topinambour), sur lesquelles la radiation lumineuse n'exerce qu'une faible action, même sous l'éclairement optimum : dans ce cas, pour peu qu'on éloigne ou qu'on rapproche la plante de la source, ce qui diminue l'action fléchis-

Fig. 626. — Rameau fructifère d'Eucalypte, portant des limbes de feuilles orientés définitivement dans des plans verticaux.

sante de la lumière, la tige se redresse, sollicitée par son énergique géotropisme positif. De là vient que certains pédicelles floraux restent verticaux pendant le jour (Gentiane, Aconit), alors que d'autres, plus impressionnables à la lumière, s'infléchissent vers le soleil et tournent avec lui (Pavot).

Le plus souvent, les inflexions dues à une lumière unilatérale sont de valeur moyenne : dans la Fève et le Lupin, par exemple, la tige s'incline d'environ 45 degrés, lorsqu'elle est soumise à l'optimum d'éclairement.

b) Sous l'action combinée de la lumière, de la pesanteur et de l'hyponastie (p. 425), les *feuilles* en voie de croissance dirigent

d'ordinaire leur limbe normalement à la radiation incidente, parfois cependant dans la direction même de la radiation (fig. 626) ; cette dernière orientation est provoquée surtout par une lumière trop intense, la feuille évitant de la sorte son action nuisible.

Dans la Laitue (*L. Scariola*), par exemple, les feuilles s'orientent le matin face au soleil, tant que la lumière reste de faible intensité ; elles lui présentent au contraire leur tranche verticalement vers midi, heure à laquelle le limbe se trouve par conséquent dans le méridien.

Les Eucalyptes des forêts d'Australie (fig. 626) offrent aussi des feuilles verticales ; mais elles sont chez ces plantes définitivement orientées dans cette direction. Des forêts de semblables arbres sont pour ainsi dire sans ombre. Toutefois, dans le jeune âge, les Eucalyptes peuvent porter, pendant plusieurs années, des feuilles à orientation normale, c'est-à-dire à orientation primitive (p. 315), et ils ne s'adaptent que plus tard, à mesure qu'ils s'élèvent dans l'air, à la lumière trop ardente qui leur arrive, en disposant leurs limbes dans un plan vertical.

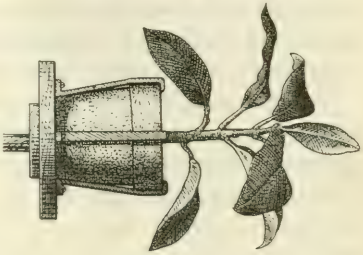


Fig. 627. — Même appareil que celui de la figure 621, mais à axe horizontal. La rotation de la plante entraîne l'égalisation de l'action de la pesanteur, ainsi que celle d'une lumière disposée latéralement.

Suppression de la courbure phototropique et de la courbure géotropique. — Pour *égaliser à la fois l'action de la lumière et celle de la pesanteur* (fig. 627), et par suite supprimer toute courbure phototropique et géotropique, il suffit de fixer une plantule en voie de croissance sur une roue verticale, perpendiculairement à son plan, et de faire tourner ensuite la roue d'un mouvement lent et uniforme devant une lumière fixe, placée dans le plan de la roue.

Si des courbures se produisent dans ces conditions, elles ne peuvent être attribuées qu'à des causes internes (*Nutation*, p. 423).

Toutefois, ici encore, comme à propos du clinostat (p. 444), il faut remarquer qu'à chaque tour les diverses faces du membre, spécialement celles des feuilles, ne se trouvent pas à égale distance de la source.

Isotropie et anisotropie. — On qualifie d'*isotropes*, les plantes, d'ailleurs peu nombreuses et très simples, dont toutes les parties du corps obéissent de la même manière à l'action dirigeante des forces ambiantes (Bactéries, Oscillaires...).

On nomme au contraire *anisotropes*, celles dont les diverses parties, quel que soit d'ailleurs leur degré de différenciation, prennent une orientation spéciale, qui leur permet de mieux accomplir leurs fonctions ; c'est le cas général. La tige et la racine, par exemple, sont géotropiquement anisotropes; de même, le rhizome horizontal et la tige aérienne dressée d'une plante.

II. — INFLUENCE DE LA CHALEUR

Températures critiques. — L'action de la chaleur sur la plante conduit à distinguer trois températures critiques : un *minimum thermique* (fig. 628, *t*), au-dessous duquel la croissance n'a pas lieu ; un *optimum* (θ), pour lequel elle est la plus active, et enfin un *maximum* (*T*), température au delà de laquelle la croissance est de nouveau abolie.

Pour déterminer ces trois températures, on peut faire végéter des plantes dans une chambre humide obscure, dont la température est réglable à volonté.

Les trois températures critiques varient beaucoup avec les espèces; pour la Moutarde, elles sont respectivement de 0°, 27° et 37° (fig. 628).

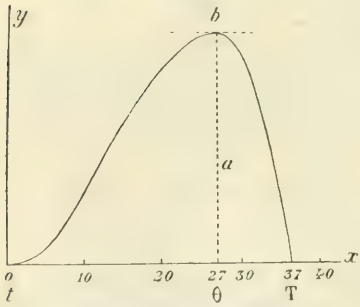


Fig. 628. — Courbe représentative de l'influence de la température sur la croissance. — *ox*, températures ; *oy*, accroissements ; *t*, θ, T, températures critiques ; *a*, ordonnée maxima ; 0°, 27°, 37°, températures critiques pour la germination de la Moutarde.

Pour la racine du Lupin, l'optimum thermique est d'environ 27 degrés ; pour le Maïs, de 34 degrés.

Pour la tige du Haricot, l'optimum est de 31 degrés ; pour celle de la Moutarde ou du Cresson alénois, de 27 degrés seulement, et pour celle de la Courge, de 37 degrés.

Il faut remarquer que la courbe représentative des variations des vitesses de croissance d'un membre donné, aux diverses températures, est loin d'être symétrique par rapport à l'optimum (fig. 628, *a*), c'est-à-dire que des températures également éloignées de l'optimum peuvent correspondre à des vitesses de croissance très inégales, par exemple 20° et 34°, dans le cas de la Moutarde.

L'action accélératrice quotidienne de la chaleur sur la crois-

sance l'emporte sur l'action accélératrice, due à la cessation nocturne d'éclairement. — Si l'on mesure les accroissements de la tige pendant la période de grande activité végétative, on constate qu'ils sont plus marqués pendant le jour que pendant la nuit, ce qui montre que l'influence accélératrice de la chaleur domine celle qui correspond à la cessation nocturne d'éclairement.

En effet, à la lumière, la tige est soumise, d'une part à l'action accélératrice de la chaleur du jour, d'autre part à l'action modératrice de la lumière ; à l'obscurité, au contraire, la croissance se trouve activée faute de lumière, mais retardée par suite de l'abaissement de la température. Si donc l'accroissement est prépondérant pendant la période diurne, c'est que l'action accélératrice diurne de la chaleur surpasse l'action accélératrice nocturne, due à la cessation de lumière.

Lorsque la *température et l'humidité sont maintenues constantes* et que la plante végète à l'obscurité, la croissance s'opère aussi régulièrement que possible. Lorsque ensuite la lumière du jour vient à agir également sur la plante, on constate que les accroissements horaires diminuent brusquement à l'aurore, puis décroissent de plus en plus jusque vers le soir ; après quoi, ils augmentent de nouveau jusqu'au matin.

Action inégale de la chaleur. — L'action inégale de la chaleur se traduit par des *courbures*, dites *thermotropiques*, sauf dans le cas, d'ailleurs difficile à réaliser, où les températures des faces opposées de la plante, situées de part et d'autre de l'optimum, correspondent à des vitesses de croissance égales.

Disposons, par exemple, des plantules verticalement dans une chambre obscure, en face d'une paroi chaude, dont la température corresponde à l'optimum, ou en soit voisine. La face de chaque tige qui se trouve ainsi en regard de la source calorifique s'accroissant davantage que les faces opposées, qui sont soumises à une température sensiblement plus faible, les plantules s'infléchiront vers l'intérieur de la chambre.

Si, en même temps, on vient à éclairer les faces opposées à la source calorifique, le retard apporté à la croissance par la lumière s'ajoutera à celui de la plus faible température et accentuera d'autant la courbure, surtout si le géotropisme négatif, qui tend à relever la tige, est relativement faible. Dans ce cas, en outre, le poids même de l'organe ajoute son action tractive, très faible il est vrai, à l'action thermophototropique.

CHAPITRE IV

INFLUENCE DE LA PRESSION DE L'OXYGÈNE SUR LA CROISSANCE

Dans le vide ou dans un gaz inerte, comme l'hydrogène, l'azote, la croissance de la plante est suspendue.

1° Influence des pressions inférieures à une atmosphère. — Voici quelques faits, relatifs à la manière d'être et à la croissance de la plante, dans une atmosphère d'air, dont la pression est inférieure à la pression atmosphérique normale.

Un plant d'Hélianthe annuel ou *Soleil* peut rester privé d'oxygène pendant vingt-quatre heures, sans éprouver de dommage sensible; même, revenu à l'air, il croît activement. Par contre, des Courges, d'apparence encore intacte après un séjour de vingt-quatre heures dans le vide, y périssent peu d'heures après; des Fèves noircissent au bout du même temps.

a) Si l'on fait croître la pression de l'oxygène, la croissance commence à devenir mesurable, microscopiquement, à des pressions très minimes : pour la Courge, l'Hélianthe, le Phycomyce (Moisissure) (fig. 628 *bis*), cette pression limite est d'environ 5 millimètres de mercure, s'il s'agit d'air; 1 millimètre seulement, si l'on opère avec l'oxygène pur.

On a même constaté une très faible croissance dans un récipient, primitivement rempli d'air, dans lequel on a fait le vide à 3 millimètres près, à deux ou trois reprises, après avoir chaque fois rempli le récipient d'hydrogène.

A mesure que la pression de l'oxygène augmente, la croissance devient de plus en plus active. Chez certaines espèces, la vitesse de croissance atteint son *maximum pour une pression d'oxygène inférieure à la pression de ce gaz dans l'air ;* elle diminue ensuite pour les pressions plus élevées. Ainsi, pour l'Hélianthe annuel, l'*optimum de pression* de l'oxygène n'est que de 100 millimètres de mercure.

b) Si l'on mesure les accroissements pour des pressions

décroissantes, à partir de la pression atmosphérique, on constate que la diminution ne commence à être bien sensible qu'à des pressions d'air relativement faibles : 10 à 15 millimètres seulement pour l'Hélianthe ; 50 millimètres pour la Fève et le Lupin jaune ; 200 millimètres pour la Courge.

2° Influence des pressions d'air supérieures à une atmosphère. — *a*) Dans l'oxygène pur à la pression de 1 atmosphère, ou dans l'air à une pression variable de 3 à 6 atmosphères, la croissance de certaines espèces (Hélianthe, Vesce) est plus active que dans l'air libre ou dans l'air à la pression de 2 atmosphères, sans cependant dépasser en intensité l'optimum précédent : il y a donc, pour ces plantes, un *second optimum de pression*.

Ces espèces sortent intactes de cette atmosphère comprimée au bout de plusieurs jours, mais à condition que l'oxygène soit bien exempt de substances étrangères (chlore...).

Toutefois la germination des graines n'a pas lieu dans l'oxygène pur.

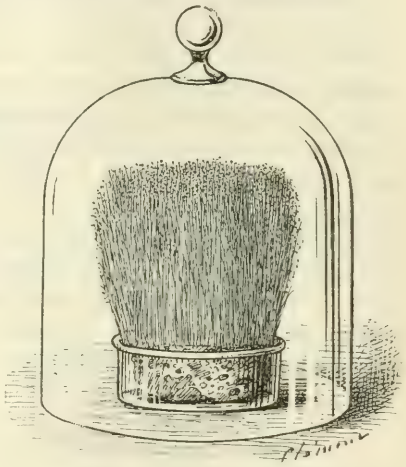


Fig. 628 *bis*. — Culture mûre de Phycomyce (*Phycomyces nitens*, Mucorinée) sur une tranche de pain, montrant ses nombreux tubes fructifères dressés, portant chacun un sporange (hauteur : 12 centimètres).

b) Dans l'oxygène pur à 2 et jusqu'à 6 atmosphères, la croissance peut se faire aussi bien, *pendant les premières heures*, parfois même mieux, que dans l'air libre ou dans l'oxygène pur à 1 atmosphère : mais elle ne tarde pas à se ralentir et à devenir négligeable, sans toutefois cesser entièrement, et elle diminue d'autant plus vite que la pression considérée est plus forte. Ordinairement, les plantes sont tuées en moins de vingt heures dans l'oxygène pur à la pression de 6 atmosphères.

Par exception, diverses Bactériacées (fig. 74 et 200) se montrent beaucoup plus résistantes : tandis que le Micrococque du vinaigre (*ferment acétique*), par exemple, succombe sous une pression de 20 à 23 atmosphères d'air, les Bactéries de

putréfaction (fig. 200) supportent sans périr une pression de plus de 40 atmosphères.

Dans le Phycomyce. Moisissure de l'ordre des Mucorinées, la diminution de vitesse de croissance des filaments sporangifères, dressés sur le substratum (fig. 628 *bis*), ne devient très marquée que pour une pression de 5 atmosphères d'oxygène pur, soit 25 atmosphères d'air.

Les gaz inertes exercent une action sur la croissance. — On constate en effet que, dans l'air comprimé à 5 atmosphères, l'Hélianthe, et surtout le Radis et la Moutarde blanche, croissent sensiblement moins vite que dans l'oxygène pur à la pression de 1 atmosphère.

Il en est de même si l'on substitue l'hydrogène à l'azote.

Remarquons ici qu'à haute pression, l'oxygène n'est pas toxique par son action oxydante ; car, dans l'oxygène comprimé, la respiration n'est pas sensiblement plus intense qu'à la pression ordinaire (voy. *Respiration*). L'action de l'oxygène comprimé semble plutôt devoir être comparée à celle d'un anesthésique.

Ajoutons encore que l'optimum de pression, lorsqu'il est inférieur à la pression atmosphérique, est de nature à favoriser la végétation des plantes alpines chez lesquelles il se réalise, ce qui compense en partie les entraves dues au climat et à la courte durée de la période végétative.

CHAPITRE V

INFLUENCE DE L'HUMIDITÉ SUR LA CROISSANCE

L'action de l'eau a été déjà étudiée comme cause modificatrice de la structure (p. 374) ; son influence n'est pas moins nette sur la croissance.

D'une manière générale, on peut dire que le *milieu aquatique accélère la croissance* de la plante, à condition que la respiration s'y exerce librement.

1° Racine. — L'humidité constante du sol retarde la croissance en longueur du pivot, faute d'une respiration

Fig. 629. — *d*, plantule de Maïs dont la racine, d'abord rectiligne, a été disposée horizontalement à la surface de l'eau ; l'allongement s'est fait suivant une ligne ondulée, par suite de l'hydrotropisme. — *a*, pointe de la racine, en voie de relèvement (le côté inférieur, humide, croissant plus vite que le côté supérieur) ; *b*, relèvement complet ; *c*, le géotropisme ramène le sommet à la surface de l'eau ; etc. (Ciesielski).

suffisamment libre, et accélère celle des radicelles, toujours mieux pourvues d'air, au point qu'une racine normalement pivotante peut devenir fasciculée (Sarrazin, Radis).

En outre, les plus grosses radicelles rampent horizontalement au voisinage de la surface, par suite d'une accélération prédominante de la croissance le long de leur face inférieure, plus humide, ce qui leur permet de surmonter l'action géotropique positive (p. 430).

a) Pour montrer directement l'action accélératrice exercée par l'eau sur la croissance, on dispose horizontalement, à la surface d'une nappe d'eau, une racine de Maïs (fig. 629).

La pointe du pivot ne tarde pas à se relever au-dessus de l'eau (*a*, *b*), triomphant par là du géotropisme positif du membre : c'est donc que l'allongement est plus marqué le long de la face inférieure, seule submergée. Après quoi, le géotropisme devenant à son tour prépondérant, la racine se recourbe vers le bas (*c*), vient reprendre le contact de l'eau, et se relève ensuite à nouveau.

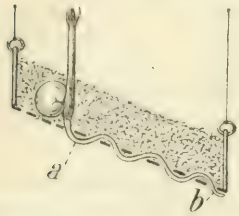


Fig. 630. — Influence de l'inégale humidité sur la croissance de la racine. — *a*, première sinuosité, effectuée par la racine du Pois au sortir du tamis; *b*, sommet de la racine.

Le pivot décrit de la sorte une courbe ondulée à la surface du liquide (*d*).

b) L'influence de l'humidité sur la croissance de la racine est encore mise en évidence au moyen d'un *tamis incliné* (fig. 630), dans lequel des graines de Pois ou de Fève sont en voie de germination.

Au sortir du tamis, le pivot, jusque-là vertical, au lieu de continuer sa marche descendante, s'incurve vers la partie la plus proche du tamis, qui est plus humide que l'atmosphère dans laquelle elle venait de se développer, pénètre dans la terre, puis en sort à nouveau par une courbure géotropique, pour y rentrer une seconde fois, etc., décrivant de la sorte, comme tout à l'heure la racine du Maïs, une courbe ondulée.

Toutefois, il semble qu'ici l'humidité exerce une action retardatrice, puisque c'est du côté le plus humide que se produit la concavité. Il n'en est rien : l'autre face ne devient vraisemblablement convexe, que parce que sa transpiration plus libre assure un afflux plus abondant de principes nutritifs, et y occasionne en définitive un accroissement plus actif que sur la face opposée plus humide.

Cela n'infirme donc en rien le fait fondamental que l'eau accélère la croissance.

2° Tige et feuille. — La tige et la feuille s'accroissent davantage dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau que dans une atmosphère relativement sèche, toutes les autres conditions restant les mêmes.

Chez les plantes aquatiques, la différence de longueur est souvent frappante, entre les feuilles submergées et les feuilles aériennes d'un même individu (Scirpe, p. 383 et fig. 547).

Courbures hydrotropiques. — Si donc des plantules verticales viennent à être placées à l'obscurité, au voisinage immédiat d'une surface humide, par exemple d'une éponge ou d'une plaque de gypse imbibées d'eau, leurs tiges s'éloigneront de la région humide, comme la racine de Maïs élève sa pointe hors de l'eau (fig. 629), par une courbure, dite courbure *hydrotropique*, à moins que le géotropisme négatif ne soit assez puissant pour la masquer, en maintenant la tige dressée.

CHAPITRE VI

INFLUENCE DU CONTACT DES SOLIDES SUR LA CROISSANCE

Les contacts retardent la croissance. — Lorsqu'un corps solide exerce une pression ou un choc sur un membre de la plante en voie d'allongement, la croissance subit un retard au niveau du contact, et même elle peut s'annuler dans les assises superficielles mortifiées, d'où résulte une courbure du membre vers l'obstacle. Le corps protoplasmique des cellules ainsi irritées se détache fréquemment des membranes contre lesquelles s'exerce la lésion, ce qui explique suffisamment la prédominance de la croissance du côté opposé, et, par suite, l'inflexion par laquelle elle se traduit.

Ainsi, une bandelette de papier gommé, appliquée latéralement sur une racine au voisinage du sommet, suffit à provoquer une courbure de ce côté.

Pareillement, la racine contourne dans le sol les pierres ou autres obstacles qu'elle rencontre sur son passage.

Vrilles. — L'action retardatrice des contacts sur la croissance est particulièrement nette dans les *vrilles* (p. 314), et c'est précisément à leur grande sensibilité à la pression que ces organes de soutien doivent de s'enrouler si facilement en hélice autour de leur support.

Il suffit d'un poids de quelques milligrammes, appliqué sur une vrille jeune et encore rectiligne du Sicyos (Cucurbitacée) (fig. 637), pour provoquer un commencement de courbure, qui se propage ensuite dans l'organe tout entier.

1° Nature des vrilles. — Les vrilles, ces organes spéciaux de soutien de nombreuses plantes grimpantes, sont tantôt de nature caulinaire, tantôt de nature foliaire.

Celles de la Passiflore (*vrilles simples*) et celles de la Vigne (*v. simples* ou *rameuses*, fig. 408, B) représentent des rameaux

différenciés ; celles des Cucurbitacées (Courge; Bryone, fig. 631; Sicyos) et des Papilionacées (Gesse, fig. 634; Pois, fig. 438) sont au contraire de nature foliaire. C'est ce que prouve leur structure (fig. 632, 635).

La vrille simple de la Bryone, à tours nombreux et serrés, est marquée d'ordinaire de 2 et jusqu'à 6 points de rebrous-

Fig. 631. — *a*, vrille jeune, de Bryone (*Bryonia dioica*), non encore entièrement déroulée au sortir du bourgeon ; *b*, *c*, vrilles libres, en partie enroulées ; *d*, vrille normale, avec inversions d'enroulement, fixée à un rameau d'Aubépine ; *g*, rameau épine.

sement (fig. 631, *d*), c'est-à-dire d'inversion de l'enroulement ; celle de la Courge est rameuse.

Dans le Pois, ce sont les folioles terminales de la feuille, au nombre de 3 ou 5, réduites à leur nervure médiane, qui s'enroulent en spirale ; dans la Gesse aphaca (*Lathyrus aphaca*) (fig. 634), la feuille est réduite à une vrille simple, mais les stipules (*a*) acquièrent en revanche un remarquable développement et tiennent lieu de limbe foliaire pour ce qui est de l'assimilation chlorophyllienne.

Les vrilles se terminent parfois par un *disque adhésif*, fortement attaché au support, comme dans le Bignone grimpant et la Vigne-vierge (fig. 633, *a*).

Considérées dans le bourgeon, les vrilles sont, ou bien déjà

enroulées (Bryone), ou bien rectilignes : les deux cas se présentent, selon les espèces, chez les Cucurbitacées.

2° **Mécanisme de l'enroulement.** — La vrille jeune de la Bryone, encore incluse dans le bourgeon, est déjà enroulée en spirale : mais la face actuellement convexe correspond à

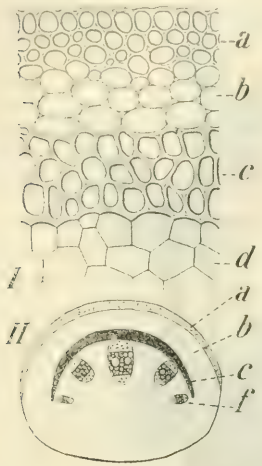


Fig. 632.

Fig. 633.

Fig. 632. — II, coupe transversale schématique d'une vrille de Bryone (*Bryonia dioica*) ; *a*, couche de longues cellules ; *b*, parenchyme court ; *c*, arc de fibres péridesmiques ; *f*, faisceaux libéroligneux avec faisceau criblé péridesmique, contigu au faisceau ligneux et placé au-dessus de lui. — I, partie supérieure grossie de la figure précédente ; *a*, épiderme et longues cellules ; *b*, *d*, parenchyme court ; *c*, fibres péridesmiques (Leclerc du Sablon).

Fig. 633. — Vigne-vierge (*Ampelopsis quinquefolium*), montrant, en *a*, les disques adhésifs terminaux de ses vrilles.

celle qui deviendra concave, lors de l'enroulement définitif.

Par nutation, la vrille se redresse peu à peu, au moment de l'épanouissement du bourgeon et elle se trouve entièrement rectiligne, lorsqu'elle n'a acquis encore que le septième environ de sa longueur (fig. 631, *a*).

Si, à ce moment, elle vient à rencontrer un corps solide dans son voisinage, favorisée d'ailleurs dans cette rencontre par son mouvement révolutif propre et par celui de la tige, qui l'infléchit en tout sens et lui permet en quelque sorte d'explorer l'espace environnant, le contact ainsi établi suffit à retarder de ce côté la croissance de la vrille, tandis que du

côté opposé un accroissement de turgescence donne lieu à un allongement plus considérable que dans la vrille encore rectiligne : de là résulte une courbure de l'organe sur le support. Les contacts se trouvant ainsi multipliés, à moins que le support ne soit par trop mince, toute la partie terminale de l'organe s'enroule progressivement en hélice par le même mécanisme et soutient désormais le rameau qui lui a donné naissance. Quelques heures suffisent à la constitution de plusieurs tours.

Fig. 634. — *b*, feuille de Gesse aphaca, réduite à une vrille simple ; *a*, stipules larges.

La portion de vrille, située en deçà du premier point de contact, encore délicate et en voie de croissance, ne demeure pas rectiligne. Par l'effet d'une sorte de *propagation de l'excitation*, qui s'est exercée sur la portion terminale, l'enroulement s'étend de proche en proche à cette portion basilaire, avec çà et là interversion de l'enroulement (*d*), jusqu'à petite distance de la tige ; ce n'est que tout à fait à la base, que la vrille demeure sensiblement rectiligne.

Quand les vrilles jeunes ne rencontrent pas de support, elles peuvent rester rectilignes (fig. 631, *a*), comme dans la Vigne, plante dont les vrilles sont d'ailleurs peu sensibles, ou bien elles s'enroulent en hélice (*c*) ; mais elles ne tardent pas à se dessécher et à tomber.

D'une manière générale, toute vrille qui s'enroule en hélice, lorsqu'elle atteint un support, s'enroule spontanément, lorsqu'elle reste libre de tout contact, mais alors seulement lorsqu'elle est arrivée au terme de sa croissance. Dans ce cas, l'inégalité d'accroissement, qui survient le long de deux faces opposées de l'organe, est inhérente à la vrille elle-même, et indépendante des conditions ambiantes.

C'est sans doute à cette même cause qu'il faut rapporter, en partie, l'enroulement de la partie basilaire libre d'une vrille, dont le sommet est déjà enroulé autour d'un support, et non exclusivement à la propagation descendante de l'excitation de contact, comme on vient de le dire.

3° Relation entre la structure et l'enroulement. — Puisque la courbure est due à une différence de turgescence, on doit s'attendre à rencontrer surtout des éléments parenchymateux sur la face de la vrille appelée à devenir convexe, et surtout des éléments résistants (fibres...) sur la face qui devient concave : c'est en effet ce que confirme l'étude anatomique.

a) Ainsi, dans les *vrilles foliaires* de la Courge (fig. 636) et de la Bryone

(fig. 632), le côté concave renferme une bande de fibres péridesmiques (*c*), qui recouvrent plus ou moins complètement l'arc des faisceaux libéroligneux (fig. 636, *gf'*), arc largement ouvert et parenchymateux du côté qui deviendra convexe.

De même, dans la Gesse, le parenchyme est à cellules étroites en dehors des fibres, et au contraire à cellules larges, aptes à se distendre par la turgescence, du côté opposé, lequel, en effet, devient convexe dans la vrille adulte.

De pareilles vrilles, de nature foliaire, à *structure bilatérale*, ne sont sensibles que sur une seule face.

b) Dans les *vrilles axiles* de la Passiflore (fig. 635), les faisceaux libéroligneux (*c*), d'ailleurs petits et au nombre de 5 à 7, forment un cercle complet ; mais les fibres péricycliques (*b*) sont en prédominance marquée du côté sensible (*a*), c'est-à-dire concave.

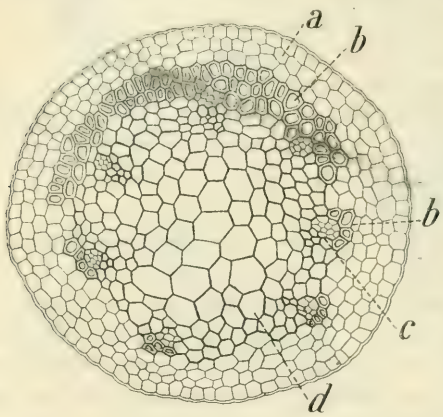


Fig. 635. — Coupe transversale de la région sensible de la vrille axile de la Passiflore (*Passiflora gracilis*). — *a*, épiderme et parenchyme cortical ; *b*, arc fibreux péricyclique ; *b* (plus bas), petits groupes de fibres ; *c*, faisceaux libéroligneux ; au centre, la moelle (Leclerc de Sablon).

Dans la Vigne, où la vrille est aussi de nature caulinaire, les fibres manquent autour de l'anneau libéroligneux et sont remplacées par un parenchyme à cellules longues et étroites, de même grandeur sur toutes les faces : de là, la faible et égale sensibilité de la vrille tout autour de l'axe.

4° Influence de la température, etc., sur l'enroulement. — *a*) Non seulement le contact, mais un *accroissement de température*, suffisamment brusque et étendu, est capable de provoquer l'enroulement des vrilles.

Quand l'échauffement est égal, c'est au sommet de l'organe que la courbure commence à se dessiner ; quand il est local, c'est au point échauffé qu'elle a lieu, par une modification de la turgescence et par suite de la croissance.

Sous l'action d'une élévation de température d'une assez grande valeur, la vrille, après s'être enroulée pendant un certain nombre d'heures, s'arrête, puis se déroule et devient rectiligne ; mais le redressement exige d'ordinaire un temps plus long que l'enroulement. Ainsi, la vrille de la Passiflore cesse vite de s'enrouler, lorsque, d'une température de 15 à

20 degrés, à laquelle elle était jusqu'alors soumise, elle est portée dans l'eau à la température de 33 degrés.

b) En 20 minutes, une vrille rectiligne de Sicyos (*S. angulatus*, fig. 637), portée de la température de 15° à la température de 38°, fait environ quatre tours à partir de la pointe; après quoi, elle s'arrête et se déroule.

Si l'on cesse d'échauffer la vrille pendant l'enroulement, on constate que la courbure continue encore à s'effectuer pendant quelque temps, l'effet actuel de la chaleur, comme celui d'une excitation quelconque, se bornant à préparer la cellule à une modification de croissance, et, par suite, ne se traduisant qu'ultérieurement par une courbure.

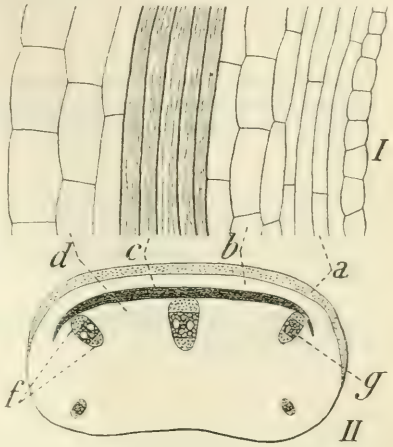


Fig. 636. — II, coupe transversale schématique de la vrille de la Courge (*Cucurbita Pepo*). — I, coupe longitudinale grossie de la portion supérieure de la coupe précédente: *a*, épiderme et couche de longues cellules ; *b*, parenchyme ordinaire ; *c*, arc de fibres péridesmiques ; *d*, parenchyme interfasciculaire ; *g*, faisceau ligneux ; *f*, faisceau libérien (en bas) et faisceau criblé péridesmique (en haut) (Leclerc du Sablon).

Inversement, quand la vrille, plus ou moins déroulée, est soumise de nouveau à l'élévation de température première, elle continue d'abord à se dérouler, puis reste un instant stationnaire et s'enroule à nouveau sur elle-même, comme la première fois.

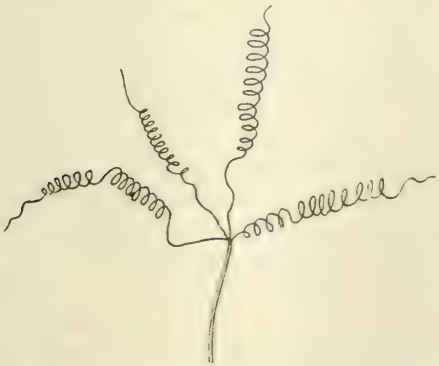


Fig. 637. — Vrille rameuse de Sicyos (Cucurbitacée), avec points de rebroussement dans l'enroulement.

Soumise à une température trop élevée, la vrille, après une période plus ou moins longue d'enroulement, demeure stationnaire, comme frappée d'inhibition dans sa position du moment ; un refroidissement suffisamment marqué arrête de même la courbure.

Le séjour d'une vrille bifaciale (Bryone) dans l'eau accélère nettement l'enroulement, — et même le provoque presque instantanément, si l'on pratique quelques incisions sur la face parenchymateuse, — par suite de l'accroissement plus considérable de turges-

cence, dû à l'absorption d'eau, sur la face convexe que sur la face concave ; du reste, il suffit de plonger dans un sirop de sucre une vrille de Bryone, qui vient de se courber dans l'eau, pour la voir se redresser et même s'infléchir en sens inverse, par l'effet de l'exosmose d'eau.

Une vrille axile homogène, comme celle de la Vigne, ne se recourbe pas dans l'eau, à moins qu'on ne la rende bilatérale, en détachant une bande longitudinale de ses tissus, auquel cas la surface de section devient convexe.

c) Les *réactifs chimiques*, comme l'eau chloroformée, l'acide acétique étendu, l'eau iodée, l'alcool faible, etc., peuvent, comme la chaleur et la pression, servir d'excitants et par suite provoquer l'enroulement des vrilles.

d) Ajoutons que la réaction se produit encore sous l'influence de *courants induits faibles*.

SECTION III

CHAPITRE PREMIER

MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE DE LA PLANTE

Définition. — La multiplication végétative de la plante, qu'il ne faut pas confondre avec la reproduction, laquelle a typiquement pour origine un œuf (voy. *Fleur*), consiste dans la production de nouveaux individus par le simple accroissement de tronçons du corps ancien.

Ces tronçons, placés dans des conditions favorables au développement, sont en effet doués de la propriété d'engendrer les membres végétatifs qui leur font défaut, et ils constituent de la sorte des plantes entières, dont les caractères essentiels sont les mêmes que ceux des plantes dont ils procèdent.

La multiplication végétative repose, on le voit, sur la *dissociation* du corps (voy. *Dissociation*). Elle met en lumière l'*indépendance réciproque* des divers membres de la plante et atteste qu'en toute portion vivante du corps siège, à l'état latent, le pouvoir expansif, grâce auquel peuvent se constituer des membres nouveaux, comme ils se constituent normalement au cours du développement de l'œuf (voy. *Graine*).

La multiplication est dite *naturelle* ou *artificielle*, selon qu'elle s'effectue au cours de la végétation normale de la plante, ou au contraire qu'elle résulte de l'intervention de l'Homme.

Elle s'opère de trois manières principales : 1° par *bouture ;* 2° par *marcotte ;* 3° par *greffe*.

Les deux premiers cas correspondent à la multiplication par *simple dissociation ;* le troisième, à une *dissociation, suivie de réassociation par soudure.*

1. — Bouturage. — Par bouture, on entend toute portion de plante qui, isolée et placée dans un milieu convenable, est capable de s'organiser en une plante complète, aux dépens des réserves qu'elle renferme.

1° **Nature des boutures.** — La bouture est ordinairement constituée par une branche pourvue de bourgeons (Saule, fig. 638, *1*; Figuier), ou même par une branche feuillée (Géranium, Œillet, Tradescantia, fig. 638, *3*), et alors la production des racines, qui s'effectue dans la terre, dans l'air humide, ou dans l'eau (Laurier-Rose, Saule), au niveau de la section, ainsi que des nœuds, suffit à compléter la plante.

Fig. 638. — 1, bouture intacte de Saule, avec bourgeons; 2, la même, enracinée; 3, bouture de Tradescantia, dont la base, maintenue dans l'eau, a formé deux couronnes de racines latérales, au niveau des nœuds.

Quand on plonge dans une atmosphère humide la base de boutures de Saule, si les boutures sont verticales, les bourgeons se forment de préférence au sommet, et les racines adventives et foliaires à la base.

Quand au contraire on incline les boutures, jusqu'à les rendre horizontales, bourgeons et racines se forment sur une étendue de plus en plus grande à partir des extrémités, les bourgeons en haut, les racines en bas, à cause de l'action de la pesanteur.

La bouture peut être aussi une racine (Paulownia, Ophioglosse, fig. 341, *a*) ou une feuille (Bégonia, Camellia), ou encore un cotylédon (Haricot). Dans ce cas, ce sont non seulement des racines, mais des bourgeons, qui prennent naissance; faute de quoi, l'individu nouveau demeure incomplet, ce qui a lieu d'ordinaire avec la feuille du Figuier élastique, qui ne fait que s'enraciner.

Lorsqu'on bouture des rameaux feuillés, il est bon de les couvrir d'une cloche, pour diminuer la transpiration des feuilles, qui pourrait les flétrir avant la *reprise*, c'est-à-dire avant la formation des premières racines.

Si nombre de plantes, herbacées surtout, se laissent bouturer avec la plus grande facilité, — propriété largement utilisée en horticulture pour leur multiplication, — d'autres au

contraire, et notamment divers arbres, résistent à cette opération, comme si chez elles le pouvoir expansif, inhérent à toute cellule vivante, s'était effacé dans les tronçons adultes du corps, pour ne plus subsister qu'aux foyers végétatifs.

Ajoutons qu'une bouture retournée et mise en terre dans cette position ne s'enracine pas par son sommet, et il en est de même pour les branches naturellement pendantes des arbres pleureurs (Frêne). La bouture est donc différenciée en une *base radicigène* et en un *sommet gemmaire*.

Fig. 639. — Rameau de Potamot (*Potamogeton crispus*), détaché de la plante mère et flottant. — *a*, tige feuillée normale, en voie d'altération à la base ; *b*, rameaux différenciés en boutures, qui germent au printemps, en allongeant leurs bourgeons axillaires en pousses feuillées (réduit de moitié) (Sauvageau).

2° Boutures naturelles. — Les bulbes (Lis), les bulbilles (Ficaire) et les tubercules (Dahlia, Morelle tubéreuse ou Pomme de terre) ne sont pas autre chose que des boutures naturelles.

Il en est de même des *spores* et des *diodes*, boutures unicellulaires des Cryptogames.

Certaines plantes aquatiques, notamment les Potamots (*Potamogeton*), se multiplient normalement par voie de boutures. Outre que des fragments de tige de ces plantes, accidentellement rompus et devenus flottants, peuvent développer directement leurs bourgeons en rameaux pourvus de racines, presque toutes les espèces produisent des *boutures hibernantes*, qui germent au printemps suivant pour constituer autant d'individus complets.

Chez certaines espèces de Potamots (*P. gemmiparus*, *P. pusillus*), la bouture consiste en un simple bourgeon ; chez d'autres (*P. crispus*), elle est représentée par un rameau induré (fig. 639, *b*), à cuticule plus épaisse et à parenchyme beaucoup plus riche en amidon que celui de la tige normale, et ne portant plus que les bases épaissies des feuilles, avec, à l'aisselle, des bourgeons, qui s'allongent en pousses nouvelles.

2. — Marcottage. — Dans le marcottage, la séparation du plant nouveau, ou *marcotte*, d'avec la plante mère s'effectue seulement après la production des membres nécessaires à compléter la portion de corps considérée.

Dans le cas de la tige, qui, dans la pratique horticole ou agricole, est seule soumise au marcottage, on choisit un rameau jeune et vigoureux, voisin du sol (Vigne, fig. 640, I), que l'on recourbe, de façon à le couvrir de terre en partie. Dans ces conditions, au contact du sol, les racines adventives se développent plus sûrement que dans la bouture, puisqu'elles restent nourries par la plante mère.

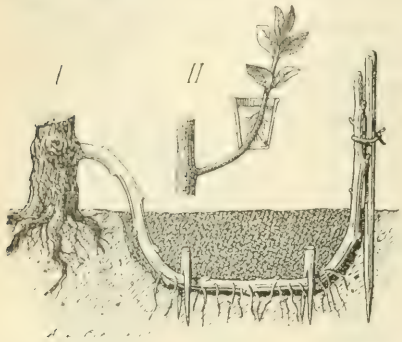


Fig. 640. — I, marcottage d'une branche de Vigne, voisine du sol. — II, marcottage d'une branche éloignée du sol.

Le marcottage de la Vigne, pratiqué en grand pour la multiplication des ceps, se nomme spécialement *provignage*, et les marcottes, *provins*.

Le *marcottage naturel* est fréquent : il assure notamment la multiplication des plantes rampantes (Fraisier, p. 226).

Quand le rameau à marcotter est élevé sur la tige (Laurier-Rose, Grenadier, Araucarier), on l'entoure simplement d'une motte de terre humide (fig. 640, II) et on sectionne la tige au bout du temps nécessaire à la formation des racines.

3. — Greffe. — Greffer, c'est implanter un tronçon ou *greffon* d'une plante dans une entaille pratiquée sur une autre plante, nommée *sujet*, de telle manière que la cicatrisation des surfaces amenées au contact puisse s'effectuer et raccorder intimement le greffon au sujet qui le nourrit.

Nature du greffon et du sujet. — La greffe se fait d'ordinaire de tige à tige : toutefois, dans diverses plantes, la racine peut servir aussi de greffon (*greffe de racine*), ou inversement constituer le sujet (*greffe sur racine*). Ainsi, la tige du Chou peut recevoir comme greffon une racine jeune de Navet, pourvue de sa rosette terminale de feuilles.

La greffe sur racine réussit toujours avec les plantes her-

bacées ; si la racine est tubéreuse, il convient de la prendre jeune. Par exemple, on peut greffer une racine jeune de Laitue sur une racine de Salsifis, mais seulement pendant la première année de végétation de cette plante bisannuelle. De même, une racine jeune de Céleri prend sur une racine de Panais ; une racine jeune de Carotte, terminée par les entrenœuds feuillés, se soude à une racine jeune de Panais (fig. 642) ; etc.

Principaux modes de greffe. — Selon le mode d'union du greffon et du sujet, on distingue : la greffe en *fente*, la greffe en *écusson*, la greffe en *flûte* ou en *sifflet* et la greffe *par approche*.

Dans les trois premiers modes, le greffon représente une bouture ; dans le quatrième, il n'est sectionné qu'après la reprise, ce qui rappelle le marcottage.

La greffe se pratique au printemps, avant la reprise de la végétation, ou en automne.

1° Greffe en fente. — Dans ce procédé, après avoir sectionné transversalement la tige (ou la racine) du sujet (fig. 641, A), on pratique radialement une ou plusieurs entailles assez profondes pour pénétrer dans le bois, et l'on introduit dans chacune d'elles, comme greffon, un rameau muni de bourgeons (*a*), préalablement taillé en biseau. Il faut avoir soin que l'assise génératrice libéroligneuse du greffon se trouve bien au contact de l'assise correspondante du sujet : la reprise, comme l'on verra plus loin, est de la sorte mieux assurée.

Quand on dispose ainsi une série de greffons sur la tranche du sujet, on a une greffe *en couronne*. Souvent on se borne à fendre diamétralement la tige et à fixer un greffon à chaque extrémité de l'incision.

Les greffons une fois posés, on entoure d'un lien la zone opérée, pour maintenir les contacts ; souvent même, on enduit le tout d'un mastic spécial, pour éviter l'introduction de l'eau.

Les greffes herbacées doivent être mises sous cloche, en vue d'éviter la dessiccation que pourrait provoquer une transpiration trop active : l'absorption de l'eau par le greffon est en effet minime pendant les premiers jours, faute de cicatrisation.

La greffe en fente est fréquemment appliquée aux arbres fruitiers. Dans ce cas, on choisit pour sujet l'espèce sauvage correspondante, ou bien une variété cultivée, inférieure, sous le rapport des fruits, à celle que l'on veut multiplier.

2° Greffe en écusson. — La greffe en écusson consiste à prendre pour greffon un simple bourgeon (fig. 641, *c*), auquel adhère encore un petit lambeau des tissus extérieurs au bois (liber et écorce) ; en raison de sa forme arrondie ou ovale, ce greffon a reçu le nom d'*écusson*.

Pratiquant ensuite dans l'écorce du sujet (*b'*) une double fente en forme de T, jusqu'au bois, et écartant les deux lèvres de la plaie, on introduit

l'écusson dans l'espace intermédiaire, en rabattant aussitôt les deux lèvres sur l'écusson. On achève, comme précédemment, par une ligature, pour bien appliquer la zone génératrice du bourgeon contre celle du sujet.

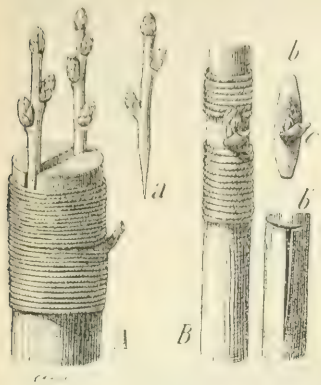


Fig. 641. — A, greffe en fente : *a*, greffon. — B, greffe en écusson ; *b*, écusson ; *b'*, fente du sujet destinée à le recevoir.

L'écussonnage est le mode de greffe ordinairement employé pour les Rosiers.

3° Greffe en flûte. — Ici, le greffon est constitué, non simplement par un écusson, mais par un anneau cortico-libérien complet, muni de bourgeons. Cet anneau est introduit par glissement sur le sommet du corps ligneux du sujet, préalablement mis à nu, de telle façon que le greffon prenne exactement la place des tissus enlevés.

4° Greffe par approche. — Dans la greffe par approche, on encastre obliquement l'un dans l'autre deux rameaux de plantes, rapprochées côte à côte, après avoir préalablement entaillé ces rameaux au niveau où doit être établi leur jonction ; mais on n'en sépare aucun de la plante à laquelle il appartient. Quand la suture est opérée, on sectionne le rameau greffon, sa nutrition étant désormais assurée par l'autre plante, fonctionnant comme sujet.

On peut encore pratiquer cette greffe, en enlevant un rectangle d'écorce de la tige du sujet, et en appliquant sur la plaie une bande d'écorce de même forme du greffon, en laissant cette dernière adhérente par un côté à la plante à laquelle elle appartient; à cet effet, les deux tiges sont rapprochées parallèlement jusqu'au contact. On fait ensuite une ligature et on mastique la plaie du greffon, restée à nu.

Une greffe par approche se produit naturellement dans les forêts, entre arbres de même espèce, ou d'espèces voisines, lorsque leurs branches viennent à s'appliquer fortement les unes contre les autres et se décortiquent plus ou moins profondément, par le frottement, qu'occasionne leur balancement sous l'action du vent.

Marche de la cicatrisation. — Le mécanisme de la cicatrisation de la greffe est le suivant.

Les cellules qui avoisinent les surfaces de section, placées au contact, ne tardent pas à se multiplier (fig. 519), surtout au niveau des assises génératrices péridermique et libéroligneuse, de manière à constituer deux *méristèmes*, qui peu à peu se compriment et se soudent l'un à l'autre. De la sorte le greffon se trouve solidement uni au sujet.

La *reprise* s'établit ensuite, entre les éléments conducteurs du greffon et ceux du sujet, par la différenciation, en faisceaux

libéroligneux, de la portion de méristème comprise entre les faisceaux des deux parties ; le reste du méristème subsiste à l'état de parenchyme, qui déborde plus ou moins à la périphérie en manière de bourrelet, comme il a déjà été dit pour la cicatrisation des blessures (p. 367). Enfin les cellules les plus extérieures de ce dernier se transforment par subérification en une mince couche de liège protecteur (fig. 518, *m*).

Au voisinage de la reprise, le greffon est le siège d'une abondante *production d'amidon*, alors même que le sujet en est dépourvu, ce que l'on observe nettement dans la greffe du Haricot sur lui-même, ou dans celle du Lis sur lui-même : dans ces deux cas, le sujet est pauvre en amidon auprès de la suture, alors que le greffon en élabore abondamment.

Ce qui précède montre qu'il faut toujours, pour faciliter la reprise des greffes, disposer les assises génératrices libéroligneuses du greffon et du sujet bien en regard l'une de l'autre, de manière que les raccords entre le bois et le liber, qui sont essentiels, puissent se constituer le plus directement possible.

Fig. 642. — Greffe de Carotte sur racine de Panais (*ab*).

Degré de parenté des plantes greffées. — Pour qu'une greffe réussisse, il faut que la conformation et les propriétés du greffon et du sujet ne soient pas trop dissemblables, que, par conséquent, les deux plantes occupent des places voisines dans le système de la classification.

Le plus sûr est d'employer des plantes de même espèce, mais de variété différente, ou encore deux plantes d'espèces distinctes d'un seul et même genre, comme le Rosier, le Prunier, le Cerisier (par exemple le Guignier ou le Bigareautier sur le Merisier), etc. Pour ces trois genres, on peut prendre comme sujet l'espèce sauvage correspondante ou une espèce déjà cultivée, mais inférieure sous le rapport des fruits.

La greffe réussit encore entre genres suffisamment rapprochés, c'est-à-dire appartenant à une même tribu de la famille. Ainsi, on peut greffer l'Amandier (*Amygdalus*) sur le Prunier (*Prunus*) et sur le Cerisier (*Cerasus*) ; le Pêcher (*Prunus persica*) sur le Cerisier ; le Pois (*Pisum*) sur la Fève (*Faba*) ; la Belladone (*Atropa belladona*) sur la Morelle tubéreuse ou Pomme de terre (*Solanum tuberosum*).

Dans cette dernière association, on a constaté que l'alcaloïde toxique ou *atropine* du greffon passe dans les tubercules du sujet.

Parfois, la suture s'établit encore entre genres appartenant à des tribus différentes de la même famille, comme par exemple avec diverses Ombellifères, Crucifères, Composées, etc. Ainsi, on peut greffer l'Alliaire

sur le Chou, la Carotte sur le Fenouil ou sur le Panais (fig. 642) ; mais, dans ce cas, il arrive que le greffon, tout en se développant, ne fructifie pas. Par contre, la fructification peut être obtenue pour la Giroflée (tige), greffée sur le Chou vert (tige) ; pour le Chou vert (tige), greffé sur l'Alliaire (racine) ; pour la Carotte ou le Céleri (racine), sur le Panais (racine) ; pour la Laitue de printemps (racine), sur le Salsifis (racine) ; etc.

Propriétés comparées du greffon et du sujet. — Quand les plantes associées sont de variété ou d'espèce distincte, la double individualité que forme le sujet avec son greffon reste nettement distincte, malgré la suture, en ce sens que les deux individus conservent dans le complexe leurs propriétés essentielles. Ce qui fait précisément l'intérêt de la greffe des arbres fruitiers, c'est que le greffon donne les fruits plus estimés qui sont propres à la plante dont il provient, et non des fruits intermédiaires entre les siens et ceux du sujet.

Quand la plante greffée est annuelle et le sujet bisannuel ou vivace, la portion greffée reste annuelle, et sa floraison est d'ordinaire retardée. Les greffons bisannuels restent de même bisannuels sur des sujets de même durée ou vivaces.

Toutefois, par suite des nouvelles conditions de nutrition du greffon, on constate souvent des différences de composition entre les sucs de ce dernier et ceux de la plante dont il provient. Ainsi, le Chou de Milan greffé sur le Chou-Rave acquiert une saveur sensiblement plus douce ; inversement, la Belladone communique de l'atropine, principe toxique, au tubercule de Pomme de terre sur lequel on la greffe.

A la longue, une plante cultivée, greffée sur une plante sauvage de même espèce, peut s'affaiblir au point de perdre toutes ses qualités potagères (Laitue cultivée sur L. sauvage).

Phytodèmes. — On voit que la greffe permet de réaliser les associations végétales les plus complexes et les plus hétérogènes.

Un seul et même sujet peut, en effet, recevoir toute une série de greffons d'espèces différentes, capables de croître et de fructifier, et comme les portions ainsi associées conservent leur individualité propre, malgré la liaison qui, toutes ensemble, les unit en un corps continu, le complexe constitué de la sorte représente, dans sa continuité, une véritable colonie végétale, un *phytodème*, qui n'est pas sans rappeler, en fait, les zoanthodèmes des Cœlentérés.

CINQUIÈME PARTIE

NUTRITION DES VÉGÉTAUX

La nutrition de la plante, et plus généralement de tout être vivant, comprend l'ensemble des fonctions qui assurent l'exercice de la vie.

Fonctions de nutrition fondamentales ; fonctions secondaires. — La vie cellulaire, on le sait (p. 36), consiste essentiellement, d'une part, en un travail de synthèse organique, l'*assimilation de l'aliment*, d'autre part en un travail antagoniste de dissociation, la *décomposition* ou *désassimilation protoplasmique*. Or, c'est en ces deux fonctions fondamentales que se résume la nutrition de toute cellule.

L'accomplissement régulier de ce double travail dans l'intimité de la cellule vivante comporte l'exercice de *fonctions secondaires*, les unes antérieures, les autres consécutives à la nutrition cellulaire. Ces fonctions secondaires sont tantôt accomplies toutes ensemble par chaque élément du corps indistinctement, tantôt au contraire localisées dans des éléments spéciaux : le premier cas est réalisé notamment par les êtres unicellulaires, comme certaines Bactériacées, ou paucicellulaires, comme diverses Algues vertes filamenteuses (Spirogyre, fig. 9) : le second cas caractérise la plupart des plantes cloisonnées massives, notamment l'ensemble des plantes vasculaires.

Comment, en effet, les cellules profondes du corps d'une plante supérieure pourraient-elles recevoir leur aliment, dans la mesure exigée par leur activité vitale, sans un dispositif organique spécial, destiné à absorber cet aliment, et un autre approprié à son transport rapide jusqu'au lieu d'emploi :

ces deux dispositifs ne sont autres que le tissu absorbant et le tissu conducteur, et les fonctions qui leur sont spécialement dévolues, l'*absorption* et la *circulation* de l'aliment.

Or, remarquons que, grâce à l'absorption et à la circulation générales, c'est-à-dire à deux fonctions secondaires de nutrition, les cellules les plus profondes de la plante puisent l'aliment dans leur ambiance immédiate et l'assimilent, exactement comme l'être unicellulaire qui, lui, prend contact directement avec le milieu ambiant.

Tissus de perfectionnement. — Les divers tissus, qui servent ainsi à l'accomplissement de fonctions secondaires spéciales, et qui de la sorte concourent, chacun pour sa part, à l'entretien de la vie générale de la plante, sont qualifiés de *tissus de perfectionnement*. Plus ils sont nombreux, en d'autres termes, plus est grande la division du travail physiologique, et plus aussi la plante est perfectionnée.

Les tissus de perfectionnement acquièrent tout leur développement chez les Cryptogames vasculaires et chez les Phanérogames. Les Muscinées sont déjà beaucoup moins différenciées, puisqu'elles manquent notamment de vaisseaux ; quant aux Thallophytes cloisonnées, nombre d'entre elles n'offrent qu'une très faible différenciation cellulaire.

C'est dire que dans les organismes cellulaires homogènes, réduits, par exemple, à une file de cellules semblables (Spirogyre, fig. 9), chaque cellule accomplit à elle seule toutes les fonctions secondaires (absorption, ...), nécessaires à l'entretien de la nutrition protoplasmique intime, au lieu d'être l'instrument spécial de l'une seulement d'entre elles, comme il arrive chez les plantes les plus élevées en organisation.

Pareil manque de spécialisation se retrouve, à plus forte raison, chez tous les organismes rendus normalement unicellulaires par émiettement de leur corps (*Dissociation*, p. 51), comme les Bactériacées.

Fonctions de nutrition. — La nutrition cellulaire comporte, indépendamment des fonctions fondamentales de l'assimilation et de la désassimilation, les fonctions secondaires suivantes :

1° d'une part, la *digestion*, l'*absorption* et la *circulation de l'aliment*, ainsi que la *transpiration*, qui assurent l'assimilation protoplasmique ;

2° d'autre part, la *respiration* et la *sécrétion*, fonctions étroitement liées à la dénutrition ou désassimilation, la respiration s'identifiant en quelque manière avec ce dernier phénomène, mais ne le constituant pas tout entier (v. *Respiration*). A la sécrétion, on peut joindre la *production des réserves organiques* qui constituent l'*aliment intérieur* de la plante.

Nous sommes ainsi conduits au groupement suivant :

FONCTIONS DE NUTRITION	I. — F. accessoires, préliminaires de l'assimilation . .	1° *Digestion de l'aliment.* 2° *Absorption* — 3° *Circulation* — 4° *Transpiration.*
	II. — F. essentielles ou fonctions protoplasmiques . .	1° *Assimilation de l'aliment* ou synthèse protoplasmique. 2° *Désassimilation* des principes protoplasmiques, essentiellement par oxydation ou *respiration.*
	III. — F. accessoires, liées à la désassimilation	1° *Sécrétion* production de *réserves*, de *déchets*, ...).

Fonctions propres de la racine, de la tige et de la feuille. On indiquera à la suite de cette étude générale de la nutrition celles des fonctions de nutrition, précédemment énumérées, qui sont plus particulièrement propres à chacun des membres de la plante.

CHAPITRE PREMIER

DIGESTION DE L'ALIMENT

Il convient d'étudier successivement ici :

1° la *composition* de l'aliment des végétaux ;

2° la *digestion*, qu'éprouvent les principes alimentaires inassimilables, préalablement à leur absorption.

SECTION I

I. — COMPOSITION DE L'ALIMENT

Pour entretenir sa vie et parcourir les diverses phases de son développement, la plante emprunte au milieu extérieur un ensemble approprié de corps pondérables, qui constituent son *aliment*.

Distinguons dès maintenant les *principes alimentaires, directement puisés dans le milieu ambiant*, de ceux que renferme déjà la plante, au moment considéré, sous forme de *réserves nutritives*, issues d'une assimilation antérieure ; distinguons, en un mot, l'*aliment externe* et l'*aliment interne*.

1° ALIMENT EXTERNE OU ALIMENT PROPREMENT DIT

Dans cette étude, il faut se demander d'abord quels sont les corps simples que doit renfermer l'aliment de la plante, puis quelle forme ces corps doivent revêtir pour pouvoir pénétrer dans son intérieur et y être assimilés.

Pour résoudre cette double question, on procède, d'une part, à l'*analyse élémentaire* du corps de la plante considérée, d'autre part, à des *cultures* en milieu artificiel, de composition appropriée et connue.

1. — Analyse élémentaire de la plante : corps simples de l'aliment. — L'analyse qualitative de la plante, effectuée sur des individus de l'espèce qui ont végété dans les conditions de milieu les plus diverses, conduit à distinguer deux sortes de corps simples constitutifs de l'organisme : les *éléments essentiels*, qui ne manquent à aucun de ces individus ; les *éléments accessoires*, qui se rencontrent dans certains individus, mais qui manquent à d'autres.

Cette analyse élémentaire porte sur les *produits gazeux* et les *produits fixes* (cendres), qui résultent de la calcination de la plante, préalablement desséchée.

Parmi les produits gazeux, on constate toujours la présence de l'*anhydride carbonique* et de la *vapeur d'eau* ; ce qui donne trois éléments essentiels : le *carbone*, l'*hydrogène* et l'*oxygène*.

Quant aux cendres, elles renferment les éléments essentiels suivants : comme métalloïdes, l'*oxygène*, l'*azote*, le *phosphore*, le *soufre*, le *chlore*, le *silicium* ; comme métaux, l'*hydrogène*, le *potassium*, le *calcium*, le *magnésium* et le *fer*.

On arrive ainsi à un ensemble de douze corps simples essentiels à la vie, qui sont, *sauf les corrections que pourrait rendre nécessaires, et que nécessite effectivement, la culture de la plante en milieu artificiel :*

Carbone, Oxygène, Hydrogène, Azote, Soufre, Phosphore, Chlore, Silicium, Potassium, Calcium, Magnésium et *Fer*.

Valeurs relatives des masses des éléments composants. — La majeure partie de la masse du corps est constituée par le carbone et l'oxygène.

Le *carbone forme à lui seul plus de la moitié du poids sec* ; mais, dans la plante intacte, c'est l'oxygène qui tient le premier rang, à cause de la grande masse d'eau qui l'imprègne.

Pour les plantes terrestres à l'état de vie active, la *proportion d'eau* est d'environ les trois quarts de leur poids frais, sauf pour les plantes charnues (Crassulacées, Cactées), pour certains tubercules (Dahlia, etc., où elle peut s'élever à 90 et même à 95 p. 100.

Dans les organes à l'état de vie latente, la proportion d'eau est en général beaucoup plus faible. Ainsi, dans les graines mûres, elle ne dépasse guère 14 p. 100 et peut être sensiblement inférieure ; dans le rhizome du Souchet comestible (*Cyperus esculentus*), elle est de 12,7 p. 100 seulement, pro-

portion exceptionnellement faible pour ce genre d'organes. On trouve de 70 à 80 p. 100 d'eau dans le tubercule de la Pomme de terre.

La dessiccation partielle du corps entraîne la vie latente (p. 45) ; la dessiccation totale à la température ordinaire provoque la mort (voy. *Graine*).

L'hydrogène et l'azote n'entrent que pour quelques centièmes dans la composition de la masse sèche des végétaux ; certains métaux (magnésium, fer) s'y rencontrent en proportion moindre encore, sans cesser pour cela d'être essentiels au corps.

Cause d'erreur de la méthode analytique. — Remarquons maintenant que les individus soumis à l'analyse, même choisis dans les conditions d'existence les plus diverses possibles, peuvent en réalité tous renfermer des corps accessoires : mais ces corps accessoires, la méthode précédente nous conduit forcément à les considérer comme indispensables à la manifestation de la vie.

La méthode synthétique permet précisément d'éliminer une pareille cause d'erreur : cette seconde méthode doit donc nécessairement intervenir pour corriger ce que la méthode analytique peut avoir de trop absolu.

2. — Cultures en milieu artificiel : état d'association des corps simples de l'aliment. — Il s'agit ici, d'une part, de déterminer plus spécialement la forme sous laquelle les corps simples précédemment énumérés doivent être donnés à la plante, pour pouvoir lui servir d'aliment et pour donner à son développement toute la vigueur qu'il comporte : ensuite, de distinguer dans cet aliment complet les éléments essentiels des éléments accessoires.

A cet effet, on amène une plantule à se développer activement, non plus dans le sol naturel, dont la composition, très complexe, n'est qu'approximativement connue, mais dans un *milieu artificiel*, formé de toutes pièces, à l'aide de composés chimiques, choisis à l'état de plus grande pureté possible.

Ce milieu consiste, tantôt en une *solution nutritive*, tantôt en un *sol artificiel*, de constitution simple, par exemple du sable siliceux blanc, préalablement calciné, lavé aux acides et à l'eau distillée, puis arrosé de cette même solution. On obtient ainsi ce que l'on peut appeler des *cultures types*.

1° Constitution de la solution nutritive. — Ce n'est que par tâtonnement que l'on arrive, pour chaque plante, à composer un milieu nutritif complet, de concentration optimum, en se basant sur les faits suivants.

1° Sur l'*analyse chimique* de la plante, ainsi que sur les données de l'*analyse élémentaire* précédente. Ainsi, la Courge fournit en abondance du nitrate de potassium à l'analyse du suc ; les Lupins et autres Légumineuses accumulent des sulfates ; diverses plantes grasses (Euphorbes cactiformes, etc.) témoignent d'une affinité particulière pour le phosphore par leur richesse en phosphates ; etc. : ces trois sels feront donc partie respectivement des solutions nutritives complètes que nous cherchons à constituer.

D'autre part, les métaux qui entrent dans la composition des cendres indiquent la nécessité probable des sels correspondants : le calcium, par exemple, y est toujours très abondant, sous forme de phosphate, etc.

2° On se base ensuite sur la *composition du sol*, dans lequel végètent d'ordinaire les plantes de l'espèce considérée. Par exemple, la présence constante de sels ammoniacaux engagera à faire intervenir ce genre de sels dans la solution nutritive.

3° On utilise enfin les données relatives à l'*influence* plus ou moins marquée qu'exerce tel ou tel corps *sur la végétation*, lorsqu'il est incorporé au sol naturel dans lequel prospère la plante étudiée.

Il est reconnu, par exemple, que le plâtrage d'un sol cultivé en Trèfle, en Luzerne, en Sainfoin, etc., active la croissance de ces Légumineuses, au point de doubler la récolte ; qu'une forte proportion de potasse est nécessaire à la Morelle tubéreuse ou Pomme de terre, comme l'indique suffisamment déjà la composition des cendres de la plante, formées pour plus de moitié de potasse.

2° Détermination des composés essentiels de la solution. — Lorsqu'on a déterminé ainsi la solution nutritive, dans laquelle une plantule non seulement végète avec activité, mais encore fleurit et fructifie, on juge de la nécessité des diverses substances qui composent cette solution type, en les supprimant une à une et en observant ensuite, comparativement avec la culture type elle-même, les différences qui surviennent dans ces nouvelles conditions de développement.

Le composé étudié est qualifié d'aliment essentiel, quand sa suppression entraîne le dépérissement de la plante ou tout au moins entrave son développement : c'est le cas pour les sels de fer et de potassium, par exemple, en l'absence desquels toute végétation devient bientôt souffreteuse. Par ce moyen, on arrive, on le voit, à la connaissance des composés alimentaires essentiels.

D'une manière analogue, on détermine les acides, les bases, ou même les corps simples essentiels métaux... de ces composés. Ainsi, en remplaçant le nitrate de potassium, supposé seul sel potassique de la dissolution, par le nitrate de sodium,

la plante dépérit, ce qui doit faire admettre le potassium au nombre des éléments indispensables ; au contraire, l'élimination du sodium est sans effet nuisible.

On arrive, en définitive, à ce résultat que les corps simples indispensables à la vie sont presque tous *communs à l'ensemble des plantes ;* quelques-uns cependant paraissent nécessaires à certaines plantes, et sont inutiles à d'autres.

Influence de l'atmosphère. — Il faut tenir compte aussi, dans ces recherches, de l'atmosphère qui entoure la plante.

Quand la plante est dépourvue de chlorophylle (Champignons), elle y puise tout au moins l'oxygène nécessaire à l'entretien de sa respiration ; quand elle est pourvue de ce pigment vert, elle acquiert, en outre, la faculté d'assimiler l'anhydride carbonique, en présence de la lumière.

De là la nécessité de *composés carbonés organiques dans la solution nutritive des plantes sans chlorophylle.*

Solutions nutritives pour plantes vertes : l'aliment est entièrement minéral. — Pour les plantes vertes, la solution nutritive complète consiste simplement en une dissolution aqueuse d'un ensemble de *sels minéraux ;* elle correspond sensiblement aux sucs terrestres, absorbés par la plante pendant sa végétation normale.

Cette solution renferme tous les éléments essentiels au corps, *sauf le carbone*, que la plante emprunte à l'atmosphère, sous forme d'anhydride carbonique ; l'atmosphère fournit, en outre, l'oxygène libre, à moins que la plante n'en élabore suffisamment au cours de l'assimilation chlorophyllienne de l'anhydride carbonique.

On voit par là que l'aliment *des plantes vertes* est *entièrement minéral.*

Voici la composition de deux solutions nutritives pour plantes vertes, permettant l'une et l'autre d'obtenir des cultures vigoureuses :

Nitrate de calcium . . .	1 gr.	Nitrate de potassium . .	1 gr.
Nitrate de potassium . .	0,250	Chlorure de sodium. . .	0,50
Phosphate acide de potassium	0,250	Chlorure de fer	traces
Phosphate de fer. . . .	traces	Sulfate de calcium . . .	0,50
Sulfate de magnésium. .	0,250	Sulfate de magnésium. .	0,50
Eau distillée.	1 litre	Phosphate tripotassique.	0,50
		Eau distillée	1 litre
(*D'après Knop.*)		(*D'après Detmer.*)	

Exemples de cultures. — Dans ces liqueurs, on peut faire fleurir et fructifier les plantules les plus diverses, issues de

graines en germination (Blé, Brome, Ivraie, Maïs, Sarrazin, Haricot, Lupin...), en ayant soin de n'immerger que la racine, et non les cotylédons ou l'albumen, qui pourraient se putréfier au contact prolongé de l'eau (fig. 643). A mesure que le niveau de la liqueur baisse, on le rétablit avec de l'eau distillée ; de temps à autre, on renouvelle entièrement la dissolution.

Comparé au poids sec de la graine ou de la plantule qui a servi de point de départ, celui de la récolte est incomparablement plus élevé.

On remarquera que des plantes normalement très riches en silice (Maïs...), dont les cendres sont formées parfois pour plus de moitié de cette substance pendant les années humides, peuvent très bien croître et fructifier en l'absence de ce composé, sans que leur solidité ait à en souffrir sensiblement, ou du moins elles se contentent des seules traces de silice que peut abandonner à la plante le verre du vase de culture, ou qu'y apportent les poussières atmosphériques ; car on trouve de 20 à 30 milligrammes de silice par plant de Maïs développé dans les solutions nutritives précédentes, et la graine en renferme beaucoup moins.

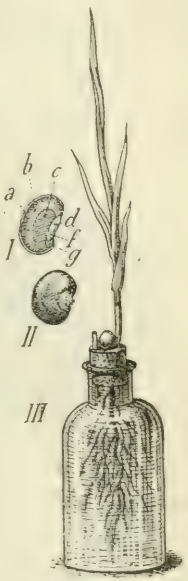


Fig. 643. — I, section du grain de Maïs. — II, le même, entier, montrant l'embryon; *a*, péricarpe et tégument séminal ; *b*, albumen farineux ; le reste, embryon, avec *c*, cotylédon ; *d*, gemmule ; *f*, tigelle ; *g*, radicule, incluse dans la base de la tigelle. — III, culture d'une jeune plantule en solution nutritive.

Solutions nutritives pour plantes sans chlorophylle : l'aliment est en partie organique. — Il s'agit ici spécialement des Champignons (Levures, Moisissures) et des Bactériacées.

Aux sels minéraux précédemment indiqués s'ajoute nécessairement pour ces plantes, faute de chlorophylle, un composé organique ternaire (*sucre*) ou azoté (*urée*, *peptone*).

L'aliment devient ainsi mixte : *minéral*, pour l'ensemble des éléments du corps : *organique*, tout au moins pour le carbone. Cette composition lui assigne une place intermédiaire entre l'aliment essentiellement organique des animaux et l'aliment purement minéral des plantes vertes.

Dans la nature, les plantes sans chlorophylle tirent leur aliment organique, soit des matières animales ou végétales inertes (humus...), soit du corps même d'autres êtres vivants, et, dans ce dernier cas, ils peuvent porter préjudice à ces derniers, ou bien leur être utiles. De là la distinction des *plantes saprophytes*, *parasites* et *symbiotes* (voy. *Association*).

Exemples de culture. — Pour entretenir la végétation de la Levure de bière, par exemple, il suffit de la délayer dans

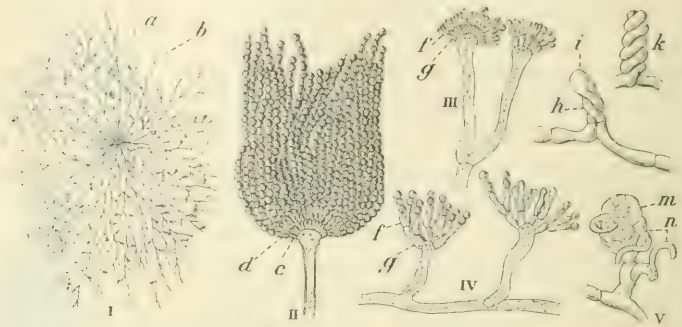


Fig. 644. — I, *b*, thalle de Stérigmatocyste (*Sterigmatocystis nidulans*, Ascomycète), issu d'une conidie et obtenu sur le porte-objet (gross. : 10). — I, *a* et II, appareil conidien ; *c*, stérigmates primaires ; *d*, stérigmates secondaires, portant les files de spores (gross. : 400). — III, appareils conidiens groupés ; *g*, *f*, stérigmates. — IV, petits appareils conidiens, montrant distinctement les stérigmates. — V, *h*, *i*, branches originelles enlacées (oogone et anthéridie) du périthèce de *Eremascus albus* ; *k*, id., en tire-bouchon ; *m*, jeune périthèce de Chétome ; *n*, premiers filaments rayonnants (gross. : 400) (Eidam).

une dissolution de sucre, additionnée de cendres de Levure, lesquelles fournissent tous les éléments minéraux nécessaires.

Mieux encore, on peut employer la solution suivante :

Sucre candi	100 grammes
Tartrate d'ammonium	1 —
Cendres de Levure	10 —
Eau distillée	1 litre

Au lieu des 10 grammes de cendres, on peut prendre :

Phosphate acide de potassium	1 à 2 grammes
— neutre de calcium	1 à 2 —
Sulfate de magnésium	0 gr. 10 à 0 gr. 20

(*D'après Pasteur.*)

Pour obtenir une végétation abondante de Pénicille, d'Aspergille, de Stérigmatocyste (fig. 644, I) et autres Moisissures,

et déterminer ensuite, par élimination, le degré d'importance des composés employés, ainsi que de leurs éléments, on a recours aux substances suivantes, prises aussi pures que possible :

Sucre candi	70 grammes
Acide tartrique	4 —
Nitrate d'ammonium	4 —
Phosphate d'ammonium	0 gr. 60
Carbonate de potassium	0 — 60
Carbonate de magnésium	0 — 40
Sulfate d'ammonium	0 — 25
— de zinc	0 — 07
— de fer	0 — 07
Silicate de potassium	0 — 07
Carbonate de manganèse	0 — 07
Eau distillée	1 lit. 5

(*D'après Raulin.*)

Les cultures en petit se font en *cellule* (fig. 614, B) (voy. aussi *Champignons*) ; les cultures en grand dans des ballons ou autres récipients, préalablement stérilisés (voy. *Stérilisation*). Pour ensemencer, on introduit directement dans la solution nutritive les spores de la plante.

Supériorité de la méthode des cultures pour les Cryptogames. — Chez les plantes cryptogames, spécialement les Thallophytes (Champignons, Bactéries...), l'on part, non pas, comme chez les Phanérogames, d'une graine, qui renferme déjà une provision relativement considérable d'aliments, mais d'une *spore* ou d'un *œuf*, c'est-à-dire d'un germe unicellulaire, qui, en raison même de sa petitesse, n'en contient qu'une proportion négligeable. On se trouve ainsi dans les meilleures conditions possibles pour juger, par élimination, de l'influence de chacun des composés de la solution sur le développement de la plante, puisque, dans ce cas, l'aliment pour ainsi dire tout entier vient de la solution.

Une graine, au contraire, peut fort bien renfermer déjà en quantité suffisante, quoique minime, un corps essentiel au développement de la plante ; en pareille circonstance, il deviendra inutile de l'introduire dans la solution nutritive pour avoir une végétation active, et si la solution le contient déjà, il sera sans inconvénient de l'en éliminer, ce qui tendra à faire considérer ce corps comme inutile.

Les différences constatées entre les cultures de spores et de graines, quant à la composition de l'aliment, trouvent là sans doute, en partie tout au moins, leur explication, mais en partie aussi dans l'impureté de produits considérés comme chimiquement purs.

Gélatine et gélose nutritives. — Au lieu de solutions nourricières, on emploie quelquefois, notamment pour les Bactériacées, des milieux nutritifs solides, à base de *gélatine* ou de *gélose* : on y reviendra (voy. *Bactériacées*).

Résultats obtenus par les cultures. — 1° *Eléments essentiels de l'aliment.* — En définitive, il résulte des recherches précédentes que tout au moins 10 corps simples sont indispensables à la vie de toute plante, savoir :

Le *carbone*, l'*hydrogène*, l'*oxygène*, l'*azote*, le *soufre*, le *phosphore*, le *potassium*, le *calcium*, le *magnésium* et le *fer*.

Quant au *silicium*, le fait précédemment cité, que des plantes normalement très riches en silice (Blé, Maïs) peuvent très bien croître et fructifier en présence de traces seulement de ce composé, donne à penser que le rôle de la silice est purement mécanique, et que la privation absolue de ce composé ne nuirait pas autrement à la plante que dans sa rigidité.

Pour ce qui est du *chlore*, et plus encore du *manganèse* et du *zinc*, la nécessité de ces éléments ne paraît pas générale.

Le *calcium* se montre inutile au développement des Moisissures, réserve faite des impuretés calciques que peuvent contenir les sels de la dissolution ; mais il est d'autre part si évidemment indispensable à toutes les plantes vertes, qu'il est difficile de le ranger au nombre des éléments accessoires. Le calcium intervient probablement, chez les plantes vertes, avec les éléments ordinaires des matières albuminoïdes, dans la constitution même du pigment chlorophyllien (p. 66).

2° *Eléments accessoires.* — Parmi les éléments accessoires, qui se rencontrent dans certaines plantes, mais manquent à la généralité des espèces, on peut citer : le *chlore*, le *zinc*, le *manganèse*, etc. Voici quelques faits à leur égard.

Le *chlore* a été reconnu nécessaire au développement complet, et notamment à la formation des graines, du Sarrazin ; s'il intervient dans les solutions nutritives précédentes, sous forme de chlorures, c'est simplement à titre de véhicule du potassium et du fer.

Le *zinc* et le *manganèse* sont utiles à la végétation du Stérigmatocyste ; ils sont de même fortement absorbés par les plantes (Pensée sauvage), qui croissent sur les terrains riches en minerai de zinc (*calamine* ou *blende*) ou en minerai de manganèse, ce qui amène parfois des déviations assez profondes et assez constantes dans la forme de ces plantes, dans la taille de leurs fleurs, etc., pour qu'on puisse les considérer comme des races spéciales des espèces correspondantes.

Certains Aspléniums (A. *viride*...) acquièrent de même un port et une couleur propres dans les sols à *serpentine*.

La *lithine*, qui se rencontre dans certaines eaux du Plateau central, dans les eaux de la Limagne, etc., est activement absorbée par le Tabac (feuilles), par la Vigne (feuilles et fruits), par le Cacaoyer, le Caféier, et

surtout par la Samole (*Samolus Valerandi*), qui constitue sous ce rapport un véritable analyseur (voy. *Absorption*).

Le *rubidium* (eau de Vichy, d'Ems...) se rencontre dans la Betterave, comme en témoigne l'analyse des cendres des mélasses industrielles, dans les feuilles du Chêne, dans le Caféier et le Théier.

Le *fer* est abondamment absorbé par l'Epinard.

Quelques plantes (Pin, Cèdre, Hêtre, Platane, Tilleul, Mûrier, Blé, Avoine) renferment une petite proportion de *cuivre* : les plantes marines accumulent de l'*iode* et du *brome*, sous forme d'iodures et de bromures.

Tous ces corps accessoires peuvent disparaître du sol, sans qu'il en résulte aucun trouble dans la vie de la plante ; mais alors la race revient petit à petit au type primitif.

Il est remarquable que le *sodium*, pourtant abondant dans les cendres des végétaux, ne soit d'aucune utilité immédiate à la végétation; seuls, les acides auxquels il est d'ordinaire uni sont nécessaires.

L'*aluminium*, si répandu dans la nature à l'état de silicates (argile), et que l'on trouve dans les cendres de quelques plantes (Lycopodiacées), ne joue probablement non plus aucun rôle autre que celui de véhicule de corps essentiels, comme le potassium (aluminate de potassium).

Formes assimilables des éléments du corps. — Les formes sous lesquelles les éléments du corps peuvent être assimilés par la plante sont les suivantes.

1° Pour le carbone : l'anhydride carbonique, s'il s'agit des plantes vertes; un composé carboné organique (glucose, acide tartrique, asparagine, etc.), si la plante est dépourvue de chlorophylle.

2° Pour l'oxygène et l'hydrogène : l'eau, l'oxygène libre, etc.

3° Pour l'azote : les nitrates et les sels ammoniacaux (sulfate, tartrate...). Le sulfate d'ammonium est particulièrement riche en azote (21 p. 100) ; le nitrate de potassium n'en renferme que 13,8 p. 100, et le nitrate de calcium 17 p. 100.

Les plantes sans chlorophylle peuvent fixer aussi l'azote sous la forme organique (peptone, asparagine, urée...). Même, par une remarquable et unique exception, les Bactéries des nodosités des racines de Légumineuses (fig. 647) jouissent de la propriété d'assimiler directement l'azote libre de l'atmosphère (voy. *Assimilation de l'azote*).

4° Pour le phosphore : les phosphates, notamment le phosphate acide de potassium, le phosphate d'ammonium, etc.

Ces sels, lorsqu'ils sont incorporés à la terre à l'état de dissolution, y sont insolubilisés par suite de la présence de sels de calcium, de fer, etc., et la racine se trouve dans la nécessité de les solubiliser à nouveau pour les absorber, comme il sera dit plus loin (voy. *Digestion*, p. 504).

5° Pour le soufre : les sulfates de calcium (gypse), de potassium et de magnésium.

6° Pour le silicium : la silice soluble et les silicates alcalins.

7° Pour le chlore : le chlorure de potassium ou de sodium. Fréquemment le chlorure de sodium n'est pas absorbé comme tel dans le sol, mais à l'état de chlorure de potassium, par suite de sa réaction sur le carbonate de potassium terrestre.

8° Enfin pour les métaux : des sels minéraux ; le fer, en particulier, à l'état de chlorure.

Grande sensibilité des plantes aux variations d'aliment. — Bien que les métaux essentiels à la vie n'entrent que pour quelques centièmes dans la composition du corps, la plante souffre très vite de leur suppression.

Ainsi, dans une solution nutritive dépourvue de potassium, des Spirogyres (fig. 81) cessent aussitôt de produire de l'amidon (II, *a*), et, au bout de quelques heures, leurs rubans chlorophylliens (*d*) commencent à s'altérer.

De même, en l'absence de fer, la chlorose s'empare d'un jeune plant de Haricot ou de Pois : les feuilles jaunissent ou se décolorent. Toutefois, l'action du fer sur le verdissement ne peut être qu'indirecte, puisque la chlorophylle cristallisée ne renferme pas cet élément. Il suffit souvent de quelques gouttes de perchlorure de fer très étendues d'eau, ajoutées à la solution nutritive, pour provoquer le reverdissement d'une plante chlorotique en quelques jours.

Certains métaux exercent au contraire une action nuisible des plus remarquables. Ainsi, le Stérigmatocyste noir (fig. 641), qui végète naturellement sur la noix de galle imbibée d'eau, ne se développe pas dans une capsule en argent, à cause de la formation de traces de nitrate. Effectivement, il suffit d'une solution de nitrate d'argent au millionième pour entraver tout développement de cette Moisissure.

Aliments du sol végétal. — Le sol végétal comprend une partie *solide*, qui fixe la plante, une portion *liquide*, sorte de solution nutritive, enfin une atmosphère *gazeuse*, qui assure la respiration des membres souterrains.

1° Sol végétal proprement dit. — La terre végétale consiste essentiellement en un mélange de *sable*, de *calcaire*, *d'argile* et de *principes organiques humiques* : ces divers composés doivent se trouver réunis en proportions déterminées pour former un bon sol arable.

a) Le *sable*, élément prédominant (50 à 60 centièmes), ameublit la terre et permet à l'air et aux eaux d'y circuler ; il est, tantôt siliceux, tantôt silico-feldspathique.

Le feldspath peut être, selon les régions, potassique (*feldspath orthose* : silicate d'aluminium et de potassium), calcique (*f. labrador* : silicate

d'aluminium et de calcium), etc. Le premier donne lieu, sous l'action de l'anhydride carbonique des eaux, à du carbonate de potassium, élément fertilisant; le second à du bicarbonate de calcium. Ces deux sels se rencontrent aussi en petite proportion dans les eaux qui ont passé sur les massifs granitiques ou basaltiques.

b) L'*argile*, silicate d'aluminium hydraté impur, qui forme de 20 à 30 centièmes du sol végétal normal, modère la perméabilité du sable et conserve au sol l'humidité, sans laquelle les racines ne sauraient absorber l'aliment.

c) Le *calcaire* et l'*humus* interviennent dans la proportion de 5 à 10 centièmes chacun, proportion variable d'ailleurs avec les plantes. D'une manière générale, un excès de calcaire nuit fortement à la végétation : certaines Vignes, par exemple, deviennent chlorotiques à son contact et finissent par périr.

La terre est dite *légère*, quand le sable y prédomine nettement (70 p. 100), comme dans les alluvions des vallées, qui avoisinent des massifs éruptifs ; elles se dessèchent facilement et s'échauffent vite au soleil. On y cultive la Pomme de terre, le Seigle, etc.

Une terre est dite *forte* ou *argileuse*, quand elle renferme au delà d'un tiers d'argile; elle convient au Blé, au Sarrazin; elle est dite *calcaire*, avec plus d'un cinquième de carbonate de calcium, auquel cas la végétation est presque toujours languissante (Champagne pouilleuse); *argilo-calcaire*, quand l'argile et le calcaire prédominent; *humifère*, avec un excès d'humus (tourbières, couche superficielle des forêts).

Amendements. — On remédie aux inconvénients qu'offrent à la culture les terres, insuffisamment pourvues de l'un ou l'autre des éléments fondamentaux précédemment définis, par le moyen d'*amendements*.

On *chaule* ou on *marne* les terres siliceuses, qui renferment moins de 1 1/2 p. 100 de calcaire; on *plâtre* les champs à Légumineuses; plus généralement, on fournit à la terre, comme il sera dit plus loin, les *engrais* nécessaires.

2° **Sucs terrestres.** — Les sucs terrestres représentent une dissolution aqueuse de divers principes minéraux, mêlés à une faible proportion de substances organiques. Ils imbibent le sol et y sont *retenus* avec plus ou moins de force, grâce aux actions capillaires qui s'exercent dans les interstices des particules de terre, notamment dans l'argile et l'humus.

Le *pouvoir absorbant* de la terre est mis en évidence, non seulement par la clarification des eaux d'égout ou des jus de fumier, qui traversent un sol végétal suffisamment meuble, mais encore par la fixation de diverses substances dissoutes, notamment de sels ammoniacaux. Inversement, de l'eau distillée, qui a filtré au travers d'une couche de terre arable

naturelle, ne renferme pas autant de principes dissous que lorsque cette terre a été préalablement délayée dans l'eau.

Le sol se comporte donc vis-à-vis des dissolutions qui le traversent, principalement vis-à-vis de l'acide phosphorique, de l'ammoniaque et de la potasse, comme un *mordant*.

Quand les eaux terrestres deviennent abondantes, les principes dissous se trouvent peu à peu entraînés dans le sous-sol et, dès lors, ils sont perdus pour la végétation. C'est le cas surtout pour les nitrates : les pluies prolongées finissent par en épuiser le sol, et c'est dans la mer que ce genre de sels va s'accumuler, grâce à l'apport incessant des fleuves. Le drainage des nitrates de la terre arable exige, dans bien des cas, une fumure azotée de beaucoup supérieure à celle qu'absorbe une bonne récolte.

Les phosphates, au contraire, qui se trouvent à l'état insoluble dans la terre, y subsistent à peu près intégralement.

a Les *principes minéraux des sucs terrestres* comprennent, sous la forme saline, l'ensemble des éléments, autres que le carbone, nécessaires à la végétation : l'azote, notamment, s'y trouve à l'état de sels ammoniacaux et surtout de nitrates.

Toutefois, quelques-uns des sels les plus importants n'existent d'ordinaire dans la terre arable qu'en proportion insuffisante pour alimenter pleinement la végétation : c'est toujours le cas pour les phosphates, presque toujours pour les nitrates. Il devient alors nécessaire de les y incorporer directement, sous forme *d'engrais minéraux*, au risque de n'obtenir que de médiocres récoltes.

b Les *principes organiques des sucs terrestres* sont les *composés humiques*, issus de la décomposition bactérienne des matières animales ou végétales enfouies, comme le fumier, les feuilles, le sang.

Les principaux sont : l'*acide humique*, l'*acide crénique* et l'*acide apocrénique*, en partie libres et en partie à l'état d'humates, de crénates et d'apocrénates ; ils existent abondamment dans le sol des tourbières.

On a constaté aussi la présence d'acide acétique dans une terre de Bruyère, ainsi que dans les landes de Bretagne.

Ces principes humiques, caractéristiques des *terres* dites *acides*, font partie de l'alimentation organique des Champignons saprophytes (Champignon de couche, Cèpe...) ; ils interviennent aussi dans la nutrition des plantes vertes, soit

comme tels, et alors toujours en faible proportion, soit indirectement, en hâtant la dissolution des phosphates du sol.

3° **Atmosphère du sol.** — L'atmosphère terrestre renferme les mêmes gaz que l'air libre, mais en proportion variable, selon la compacité du sol et le développement des parties souterraines des plantes qui y végètent.

La proportion d'anhydride carbonique, par exemple, y est toujours notablement supérieure à celle de l'atmosphère ($\frac{1}{100}$ au lieu de $\frac{3}{10\,000}$), à cause de la respiration des racines et des décompositions bactériennes, excepté dans les couches superficielles des sols très meubles : ce gaz intervient pour contribuer à dissoudre certains sels nourriciers (phosphates).

Les fermentations terrestres donnent lieu aussi à un dégagement actif d'azote libre.

Dans les sols compacts et non remués, notamment ceux que couvre l'asphalte des rues, la proportion d'anhydride carbonique peut s'élever jusqu'à 10, 16 et 24 p. 100, auquel cas les racines des arbres périssent asphyxiées ; dans ces mêmes sols, la proportion d'oxygène s'abaisse parfois jusqu'à 6 et même à 3 p. 100, au lieu de 21 p. 100, comme l'air libre.

On reviendra plus loin sur l'atmosphère terrestre, à l'occasion des phénomènes respiratoires (voy. *Respiration*).

Engrais agricoles. — La culture intensive exige l'emploi périodique et raisonné de substances fertilisantes ou *engrais*, les unes minérales, les autres organiques.

1° **Engrais minéraux.** — Les *engrais minéraux* comprennent essentiellement un *sel azoté* (sulfate d'ammonium, nitrate de potassium, nitrate de sodium du Chili), un *phosphate* (phosphate neutre ou superphosphate de calcium), de la *potasse*, sous forme de chlorure ou de nitrate, enfin de la *chaux*, sous forme de calcaire ou de gypse.

Les essais poursuivis en *champs d'expérience*, dans le but d'éprouver la valeur fertilisante propre de ces divers engrais, ont permis de déterminer la *dominante* des principales plantes de culture, c'est-à-dire la substance pour laquelle chaque plante témoigne d'une plus particulière affinité.

Pour le Blé, l'Avoine, le Seigle, pour les plantes des prairies naturelles, pour la Betterave, le Chanvre, le Colza, etc., la dominante caractéristique est l'engrais azoté ; pour l'Hélianthe

tubéreux ou Topinambour, le Sarrazin, le Maïs, c'est l'acide phosphorique ; pour les Légumineuses (Lupin, Trèfle, Luzerne...), pour la Pomme de terre et la Vigne, la potasse, à laquelle on peut joindre le soufre, sous forme de plâtre, pour les Légumineuses (Trèfle, Luzerne).

Fig. 645. — Cultures expérimentales du Blé. — I, récolte avec la terre sans engrais. — II, avec l'engrais complet (Ville).

L'action des engrais est relative. — Pour juger de l'importance d'une substance fertilisante donnée, on l'ajoute en proportions connues à une terre naturelle de composition déterminée, et l'on compare le rendement, obtenu dans ces conditions, à celui que donne la même terre abandonnée à elle-même, les autres engrais (fumier...) étant d'ailleurs les mêmes dans les deux lots.

On se rend compte ainsi que l'*action d'un engrais sur la végétation est relative*, c'est-à-dire que cet engrais ne produit son effet maximum que s'il est associé dans le sol à une juste proportion des autres aliments, eux-mêmes donnés sous la forme voulue.

C'est ainsi que le sulfate d'ammonium, excellent engrais azoté pour la Betterave et les Céréales, ne doit pas être employé en terre calcaire ; car la double décomposition qui se produit entre les deux sels donne lieu à du carbonate d'ammonium, qui est volatil et par suite distrait en partie du sol, et à du sulfate de calcium, peu utile aux plantes précitées. C'est donc à un nitrate qu'on aura recours en pareil cas.

De même, une dose de chlorure de sodium, par elle-même indifférente, peut transformer une notable quantité de carbonate de potassium du sol en chlorure, et ce dernier sel, qui est toxique, peut être est énergiquement absorbé, au point d'occasionner le dépérissement de la plante (Haricot).

Sans nitrates en quantité suffisante, les phosphates ne sont que d'une médiocre efficacité, et la récolte reste souffreteuse, circonstance qui tend précisément à se réaliser pendant les longues périodes de pluie ; car les nitrates terrestres, tous solubles dans l'eau, sont peu à peu entraînés. On comprend, d'après cela, la nécessité constante de fortes fumures azotées pour la Vigne, etc., bien que les produits absorbés par la plante ne soient exportés, sous forme de vin, qu'en minime proportion, les feuilles et les cendres des sarments étant restituées à la terre.

Citons encore ce fait que la terre d'une vieille luzernière défrichée, cultivée ensuite en Blé, se charge tellement de sels azotés assimilables, — par suite de la décomposition bactérienne (voy. *Nitrification*) des albuminoïdes accumulés dans les nodosités des racines (fig. 647), — que la végétation peut en souffrir. Le Blé, dans ces conditions, reste longtemps vert, mûrit mal et en outre est sujet à la *verse* et aux parasites (*rouille*).

Engrais complet ; ses effets. — On nomme *engrais complet*

l'ensemble des composés qu'il y a lieu d'incorporer à la terre, en proportion déterminée, pour lui donner toute sa fertilité.

Pour le Blé, par exemple, l'engrais complet peut être ainsi composé, par hectare :

Superphosphate de calcium.	400	kilogrammes
Nitrate de potassium	200	—
Sulfate d'ammonium	250 à 390	—
Sulfate de calcium	350 à 210	—

Ce mélange porte à 35 et 40 hectolitres, et exceptionnellement à 60 et 70 dans certaines terres très fertiles du Nord, le rendement par hectare, tandis que la récolte n'est que de 10 à 15 hectolitres dans les mêmes terres, abandonnées à elles-mêmes sans engrais, et un peu plus élevée seulement avec l'engrais sans azote ; dans ces deux derniers cas, la plante est d'ailleurs notablement moins élevée et moins résistante (fig. 645).

Fig. 646. — Cultures expérimentales du Chanvre. — I, récolte avec l'engrais complet intensif. — II, avec le même engrais sans azote. — III, avec la terre sans engrais (G. Ville).

Le Blé se montre, au contraire, moins sensible à la privation de potasse ou de phosphate dans l'engrais.

Le Chanvre (fig. 646), qui, avec l'engrais complet, donne une tige grosse et rigide (I), d'un mètre et demi de hauteur et plus, n'atteint que la moitié de cette dimension (II), lorsque l'engrais manque d'azote ou de potasse ; il reste nain dans une terre stérile, qui est laissée sans engrais (III). La suppression du phosphate et de la chaux n'entraîne pas de diminution sensible de hauteur de la plante.

Avec un engrais sans potasse, le Pois ne donne pas la moitié du rendement que permet de réaliser l'engrais complet : cette même plante est au contraire peu sensible, comme les autres Légumineuses, à l'aliment azoté (p. 494). Dans la Vigne, le manque de potasse annule presque la récolte.

Action de la chaux. — La chaux ne doit exister dans le sol qu'en faible proportion, au risque d'entraver le développement. Toutefois, cette proportion varie dans d'assez grandes limites, selon qu'il s'agit de plantes *calcicoles* (Iris fétide, Buis, Mercuriale...) ou *silicicoles* (Ajonc, Ptéride, Châtaignier...), ces deux sortes de plantes pouvant d'ailleurs se trouver réunies dans un sol silico-calcaire.

Le Lupin, par exemple, plante améliorante par excellence (p. 494), essentiellement silicicole, se refuse à croître dans les terrains tant soit peu calcaires, et la meilleure proportion de carbonate de calcium est pour elle de 1 à 2 millièmes. A la dose de 4 millièmes, l'effet retardateur sur la végétation devient déjà sensible, et il en est de même pour le phosphate de calcium ou de magnésium à la dose de 5 millièmes.

Par exception, quelques Légumineuses, autres que le Lupin, exigent de 4 à 5 millièmes de calcaire pour prospérer, et la Luzerne ne réalise tout son épanouissement que pour une teneur de 8 à 10 millièmes. Cette affinité pour la chaux est d'ailleurs attestée par le plâtrage des terres.

Dans un sol qui renferme 1 centième de phosphate de calcium, proportion qui n'est jamais réalisée dans la terre arable naturelle, ni même dans les sols abondamment fumés en superphosphates, la plante est tuée; par contre, le sulfate est moins nuisible, et même, par son acide sulfurique, il active la végétation des Légumineuses.

Ajoutons que la chaux, outre son rôle direct dans la nutrition de la plante, et son rôle indirect dans la nitrification, intervient encore par son *action sur les sels potassiques insolubles* du sol (orthose...), *pour mettre la potasse en liberté;* par là, elle hâte l'appauvrissement de la terre en ce précieux aliment. On remarque, en effet, qu'après le chaulage ou le plâtrage d'une terre, les premières récoltes renferment une plus forte proportion de potasse et sont plus vigoureuses que les suivantes, si l'on ne restitue pas périodiquement à la terre l'engrais potassique.

Mode de répartition. — Il importe, d'autre part, que l'engrais soit *réparti d'une manière convenable* dans le sol.

Ordinairement, on le répand *uniformément* à la surface, et on l'incorpore à la terre par un hersage et des labours.

Les nitrates et les sels ammoniacaux, eux, sont simplement abandonnés en couverture au printemps ; les eaux de pluie, en les dissolvant, se chargent de les faire pénétrer dans la terre.

Lorsque le phosphate est employé, non à l'état de phosphate de potassium, mais à l'état de superphosphate de calcium, il convient de le semer séparément, et non mélangé aux autres sels, parce que son acide sulfurique, en réagissant sur les nitrates, peut entraîner un dégagement d'acide azotique et occasionner par là une perte d'azote; du reste, en règle générale, les nitrates ne sont applicables aux récoltes que bien après les phosphates.

Dans certains cas, il semble préférable de semer l'engrais

en ligne (Pomme de terre) : on le dépose alors au fond même des sillons, destinés à recevoir les tubercules, à quelques centimètres de ces derniers.

2° **Engrais organiques.** — Les *engrais organiques* consistent en fumier, en sang desséché, en tourteaux, et accessoirement en *engrais verts*.

Les éléments minéraux entrent dans la composition du fumier pour un dixième environ de son poids sec ; le reste est constitué par un ensemble de principes carbonés ternaires ou quaternaires.

Les fermentations bactériennes dont ces derniers sont l'objet tendent essentiellement à les transformer en sels ammoniacaux, qui sont volatils, puis en nitrates, par les phénomènes successifs de l'ammonisation et de la nitrification (voy. *Fermentations*) : l'urée de l'urine surtout, plus facilement attaquée que les excréments solides par les microorganismes, hâte la production de l'ammoniaque.

Au cours de ces fermentations, on constate, en outre, un fort dégagement d'anhydride carbonique et d'azote libre, et l'activité des combustions, et autres décompositions exothermiques, y est telle que la température s'élève notablement dans le fumier abandonné en tas (70°). On s'oppose à cette perte d'azote par l'addition au fumier de quelques millièmes d'acide sulfurique, mieux encore de superphosphates acides, qui tuent les Bactéries réductrices des nitrates.

Ajoutons que, pour être rapide, l'ammonisation et la nitrification exigent la présence de calcaire : aussi, cette double minéralisation de la matière organique azotée est-elle particulièrement active dans les terres calcaires de la Champagne, qui dévorent véritablement les engrais organiques.

Le fumier doit être périodiquement donné à la terre, même quand cette dernière est pourvue d'engrais minéraux complets : il entretient la plante en éléments humiques, donne au sol la porosité nécessaire à la circulation de l'air, enfin provoque une abondante ramification des racines dans toutes les directions. Ce dernier fait s'explique, parce que l'humus retient les sucs nutritifs qui l'imbibent et constitue ainsi autour des racines un milieu favorable à leur fonctionnement. La végétation dépérit à la longue sans engrais organiques.

Engrais vert. — Au lieu de fumier, on peut avoir recours à l'*engrais vert*, par les cultures dérobées d'automne. On utilise à cet effet diverses

Légumineuses (Lupin, Vesce), la Moutarde, etc., que l'on enfouit sur pied, soit en totalité (Lupin), soit après la récolte de la partie aérienne (Trèfle, Luzerne).

Les Légumineuses accumulant en elles, dans leurs nodosités de racines (fig. 647), sous forme de principes albuminoïdes, l'azote libre de l'air, la réserve azotée de la terre se trouve sensiblement accrue, ce qui fait de ces plantes de précieuses espèces *améliorantes*.

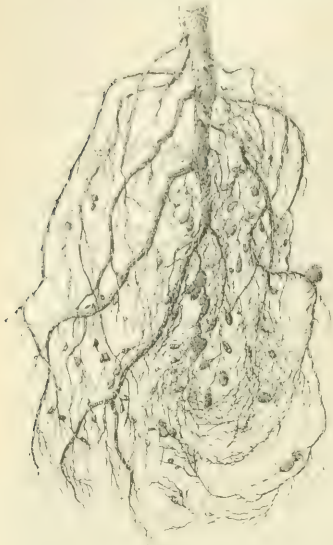


Fig. 647. — Racine pivotante de Luzerne, plante améliorante, montrant les nodosités à Bactéries des racines, où s'accumule, à l'état d'albuminoïdes, l'azote libre de l'air, assimilé par les Bactéries.

Les cultures d'automne s'opposent aussi partiellement aux drainages des nitrates par les eaux de pluie, si préjudiciables à la terre arable.

On peut d'ailleurs cultiver les Légumineuses en intercalation avec d'autres plantes, comme la Pomme de terre, et ne procéder à leur enfouissement qu'après la récolte des tubercules.

Les cultures en champs d'expérience ont montré que le rendement en Pommes de terre d'un sol siliceux pauvre, antérieurement occupé par des Lupins, peut devenir moitié plus élevé de ce qu'il est dans la même terre qui n'a pas reçu de Légumineuses, et même doubler, les autres conditions restant les mêmes.

Il faut remarquer que les Lupins n'interviennent pas seulement ici par les produits de la décomposition de leurs racines, si riches en azote, pour accroître la vigueur de la végétation. Ces racines, qui sont pivotantes, s'enfoncent parfois jusqu'à un mètre de profondeur. Or, après leur décomposition, elles laissent dans la terre tout un réseau de canalicules, qui facilitent le développement souterrain de la culture qui leur succède, en permettant aux racines de gagner les couches profondes du sol, toujours mieux approvisionnées d'eau. Et en effet, dans ces conditions, les racines de la Pomme de terre atteignent 60 et jusqu'à 70 centimètres de longueur, au lieu de 25 à 30, comme dans le cas ordinaire.

Origine des engrais. — La grande importance des engrais minéraux azotés, phosphatés et potassiques, dans la *culture intensive* provoque aujourd'hui de tous côtés la recherche des gisements naturels de ces précieux composés.

1° Sels azotés. — L'*azote* se rencontre dans les assises sédimentaires du globe sous forme de *nitrates*. Dans les immenses gisements du Pérou et du Chili, c'est du *nitrate de sodium* (voy. *Fermentation nitrique*), en couches de $0^m,50$ à $1^m,50$ d'épaisseur, mêlées à une petite proportion de

matières argileuses et de divers autres sels chlorure, iodure et sulfate de sodium) ; ces couches à nitrates sont recouvertes d'argile.

A part le salpêtre ou *nitre* des nitrières naturelles des Indes et de l'Egypte, où ce sel apparaît sous forme d'efflorescences blanchâtres à la surface du sol, on ne connaît pas de gisements naturels de *nitrate de potassium*, sel supérieur au précédent, puisqu'il est assimilable à la fois par son azote et son potassium, tandis que le sodium n'est d'aucune utilité à la plante. Le nitrate de potassium, d'un prix d'ailleurs plus élevé, est donc d'origine presque exclusivement industrielle.

Les *sels ammoniacaux* sont, eux aussi, fournis par l'industrie ; le sulfate, notamment, résulte de l'action de l'acide sulfurique sur les eaux ammoniacales, provenant de la distillation de la houille, ou encore sur les eaux-vannes auxquelles donne lieu la putréfaction des vidanges.

2° **Phosphates naturels.** — Le *phosphore* existe à l'état de phosphate tricalcique $(PO^4)^2Ca^3$, soit dans des roches éruptives, soit et plus fréquemment dans des dépôts de sédiment. De tous les aliments essentiels, le phosphate de calcium est celui qui manque le plus généralement à la terre arable ; rarement elle en renferme plus de la moitié de ce qu'exige une culture intensive (1 millième environ).

Si l'on songe, d'autre part, à ce que les immenses quantités de phosphates, extraites annuellement du sol par les plantes de grande culture, loin de lui être restituées sous forme d'engrais, se trouvent en partie immobilisées dans les nécropoles sous forme d'ossements humains, ou encore exportées à l'état de Céréales, etc., on comprend toute la nécessité d'un apport périodique de cet important aliment.

a) Le phosphate des roches primitives et éruptives, savoir, l'*apatite*, combinaison cristallisée de chlorure, de fluorure et de phosphate de calcium, forme des filons entiers en Norvège, en Portugal, etc. ; on le répand sur les terres en poudre aussi fine que possible.

L'apatite a été rencontrée aussi dans des sédiments siluriens, notamment en Russie.

b) Un important gisement sédimentaire de phosphate tricalcique est celui du *Gault*, second étage du terrain crétacé inférieur ; le phosphate s'y présente en *nodules*, d'origine organique (ossements remaniés ; *coprolithes* ou excréments fossilisés).

Dans la Meuse et les Ardennes (Vouziers), où les exploitations sont importantes, les nodules de phosphate se rencontrent en amas dans les sables verts du Gault, ou dans les argiles qui les surmontent ; on les retrouve dans le Boulonnais (Wissant), ainsi qu'à la base des falaises du cap de la Hève, près le Havre.

c) La craie supérieure (*Étage sénonien*) du nord de la France et de la Belgique renferme le phosphate à l'*état sableux* : par places, il s'isole plus ou moins complètement de la craie, sous forme de *poches à phosphates*. A Beauval (Somme), la teneur de la craie en phosphate peut s'élever à 70 et 80 p. 100, comme dans certaines apatites.

d) Signalons enfin les *phosphorites* tertiaires du Quercy (Lot...), qui remplissent, dans le *Jurassique* de cette région, de vastes poches ou fissures, et qui sont considérées comme un dépôt de sources ; les phosphatières, également tertiaires (*Étage suessonien*) d'Algérie et de Tunisie, très exploitées depuis quelques années, notamment les importants gise-

ments tunisiens de Gafsa et de Tébessa, riches à environ 70 p. 100 de phosphate avec 12 p. 100 de calcaire : leur pauvreté en alumine et en fer les rend aptes à la fabrication des superphosphates ; enfin les immenses gisements de la Floride (États-Unis), les plus riches de tous, titrant de 75 à 85 p. 100 de phosphate pur.

f) On emploie aussi, spécialement dans les terrains siliceux pauvres en calcaire et en humus, cultivés par exemple en Pomme de terre, les *scories de déphosphoration*, finement moulues ; ce laitier (silico-phosphate de calcium) abandonne facilement son acide phosphorique aux acides faibles (citrique...), précisément du genre de ceux que renferme et excrète la racine, en vue de digérer le phosphate insoluble du sol.

Les terres riches en humus sont, au contraire, aptes à solubiliser les phosphates naturels, plus résistants, grâce aux acides issus de la décomposition bactérienne de l'humus.

3 Superphosphates. — Au lieu d'employer les phosphates précédents, ou les phosphates d'os, on a souvent recours à une forme soluble de ces mêmes sels, représentée industriellement par ce que l'on nomme le *superphosphate de Calcium*.

On obtient les superphosphates en traitant les phosphates naturels ou les os par l'acide sulfurique. Le phosphate neutre passe ainsi partiellement à l'état de phosphate acide monocalcique $(PO^4)^2CaH^4$ et bicalcique $(PO^4)^2Ca^2H^2$; le mélange renferme en outre de l'acide phosphorique libre et du phosphate inattaqué.

Remarquons qu'au contact des bases du sol arable (chaux, oxyde de fer, alumine), la partie soluble du superphosphate éprouve petit à petit une *rétrogradation*, c'est-à-dire repasse plus ou moins complètement à l'état de phosphate neutre de calcium, de phosphate de fer ou d'alumine, en un mot, à l'état de sels insolubles, dont le premier, toutefois, est le plus apte à être attaqué par la racine.

En sorte que, pour ce qui est du travail à accomplir par la racine de la plante, il n'y a, en définitive, aucune différence essentielle entre le phosphate naturel insoluble et le superphosphate, sinon que ce dernier, par le fait même de sa solubilité première, se répand plus uniformément dans le sol et se trouve par là même plus à portée des radicelles, appelées à le solubiliser.

Les terres plus particulièrement aptes à utiliser les phosphates naturels insolubles sont les *terres acides*, riches en humus et, par suite, en acides humique et crénique, mais par contre à peu près dépourvues de chaux (terres de Bruyère...). Le manque de chaux empêchant la neutralisation de ces acides libres, ces terres hâtent la dissolution et par suite l'absorption de ces sels, ce dont témoigne d'ailleurs nettement le rendement de ces terres, par elles-mêmes pauvres, lorsqu'elles viennent à être additionnées de phosphates naturels.

4° Sels potassiques. — La *potasse* existe principalement dans le sol à l'état de sulfate et de chlorure.

a) Un gisement remarquable de sels potassiques est celui de Stassfurt, près Magdebourg, d'âge *permien*. Il repose sur un amas considérable de sel gemme et provient, comme ce dernier, de l'assèchement de lagunes d'eau marine.

On y trouve, de bas en haut, à partir du chlorure de sodium : la

polyhalite (sulfates de potassium, de magnésium et de calcium hydratés ; la *kiesérite* sulfate de magnésium); la *carnallite* (chlorure double de potassium et de magnésium hydraté) ; la *kaïnite* (chlorure de potassium et sulfate de magnésium hydraté); le *gypse* (sulfate de calcium).

Ceux de ces sels qui renferment de la potasse sont activement exploités pour l'agriculture ; ils sont ordinairement mêlés de sel gemme.

b) Les *cendres végétales*, principalement les cendres de bois et celles des herbes des prairies, constituent une autre source de potasse, sous forme de carbonate, autrefois presque exclusivement utilisée.

En outre, dans les régions riches en roches cristallines acides (granite...), les eaux s'emparent petit à petit de la potasse du feldspath orthose, grâce à leur anhydride carbonique, et l'entraînent à l'état de carbonate, dont l'action est fertilisante.

2° Aliment intérieur ou réserves nutritives

Dans ce qui précède, il n'a été question que de l'aliment proprement dit, puisé par la plante dans le milieu ambiant.

Or, les cellules vivantes renferment d'ordinaire en elles-mêmes, soit dans leurs plastides, soit dans leur suc, une plus ou moins grande proportion de principes alimentaires, les uns minéraux, les autres organiques, en un mot une *réserve nutritive*, et cette réserve, la plante l'utilise, au moment du besoin, en vue de l'accomplissement de ses fonctions (croissance...).

Toutefois, des principes notoirement alimentaires (sucre, huile) peuvent rester en partie inutilisés, par exemple dans les fruits charnus arrivés à maturité (olive...), ainsi que dans certaines graines en voie de germination.

Siège et rôle des réserves. — Des aliments de réserve existent pour ainsi dire dans toute cellule vivante ; mais ils s'accumulent parfois en quantité si considérable dans certains parenchymes, qu'il en résulte une véritable hypertrophie des organes correspondants. Les bulbes (Lis), les tubercules (Morelle tubéreuse ou Pomme de terre, Dahlia), etc., représentent de semblables réservoirs nutritifs : les graines aussi en sont de remarquables exemples.

On voit par là que la plante ne puise immédiatement dans le milieu extérieur qu'une partie seulement de son aliment, d'importance d'ailleurs très variable selon le moment.

Ainsi, pendant les premières phases de la germination d'une graine ou d'un tubercule, ce sont presque exclusive-

ment les réserves intérieures qui alimentent le développement, abstraction faite de l'eau et de l'oxygène, qui sont fournis par le milieu ambiant; à l'état adulte, au contraire, non seulement les plantes correspondantes assurent leur croissance aux dépens des principes terrestres et atmosphériques, mais elles transforment en réserves nouvelles une partie des matériaux assimilés.

C'est seulement dans le cas où la plante procède d'un germe microscopique, dans lequel la réserve nutritive est négligeable, que le développement du corps peut être considéré comme à peu près exclusivement alimenté par le milieu ambiant. Tel est le cas pour les spores en voie de germination des Champignons, des Bactériacées, etc.

Principales substances de réserve. — L'aliment intracellulaire comprend *essentiellement des principes organiques*, issus du travail d'assimilation qui s'exerce dans la cellule, et accessoirement des principes minéraux.

Bornons-nous ici à les citer, puisqu'ils ont déjà fait l'objet d'une étude spéciale comme produits cellulaires (p. 58).

1° *Réserves organiques.* — Ces réserves sont les unes figurées, les autres dissoutes dans le suc cellulaire.

Comme *réserves figurées*, on remarque : 1° des principes albuminoïdes (grains d'aleurone des graines, cristalloïdes (p. 80) ; 2° des principes ternaires (amidon, cellulose de réserve, corps gras (p. 105)] ; (voy. aussi *Graine*).

Les essences et résines (p. 153), si abondamment élaborées par certaines espèces, représentent, au contraire, de simples produits d'excrétion, sans emploi nutritif ultérieur.

Comme *réserves dissoutes* dans le suc, citons : 1° l'albumine et les corps voisins (fibrine et caséine végétales, p. 87); 2° les amides et les glucosides; 3° les hydrates de carbone (sucres, inuline, galactane, glycogène, p. 117) ; 4° les acides organiques (malique, citrique) (p. 143).

2° *Réserves minérales.* — Les réserves minérales consistent en sels (nitrates, phosphates, chlorures, sulfates), puisés tels quels par la plante dans le sol (p. 157).

Principales plantes à réserves. — Selon la plante et l'organe considérés, les réserves nutritives se trouvent associées de manières diverses; mais leurs groupements sont particu-

lièrement remarquables dans l'albumen et dans les cotylédons des graines, comme on le verra plus loin (voy. *Graine*).

Parmi les organes de réserve autres que ceux des graines, un certain nombre, importants par la grande accumulation de principes nutritifs, interviennent dans l'alimentation de de l'Homme; ils sont constitués généralement par des rhizomes ou des racines. Caractérisons ici les plus connus.

1° La tige de divers Palmiers, notamment celle du Sagoutier, contient une moelle, riche en amidon, employée à la préparation du *sagou*.

2° Le tubercule de la Morelle tubéreuse ou Pomme de terre est riche surtout en fécule (fig. 648, *f*).

Sa teneur en principes azotés (albuminoïdes et autres) diffère notablement avec les variétés : tandis que dans les unes (Hollande jaune), on trouve, pour 100 grammes de fécule, jusqu'à 20 et 25 grammes de substances azotées (albumine, amides), ce qui en fait de bonnes variétés culinaires; dans d'autres, au contraire, cette proportion descend à 8, à 6, et même à 4 p. 100 seulement, auquel cas le tubercule convient à la fabrication industrielle du glucose (*Richter's imperator*).

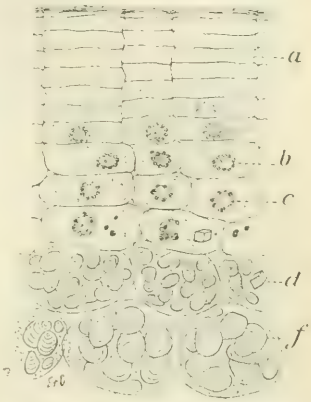


Fig. 648. — Coupe transversale de la couche périphérique du tubercule de Pomme de terre. — *a*, liège ; *b*, *f*, parenchyme de plus en plus riche en amidon ; *b*, noyau avec leucites sans amidon ; *c*, leucites avec granule amylacé ; *d*, cristalloïde cubique ; *f*, amidon de réserve (leucites non apparents) (gr. : 300).

Ces dernières variétés, très farineuses, relativement moins nutritives, éclatent d'ordinaire à la cuisson, contrairement à celles mieux pourvues de composés azotés : cette différence tient à la coagulation des albuminoïdes par la chaleur, d'où résulte l'enrobement des grains d'amidon, et, par suite, un gonflement modéré dans l'eau bouillante.

C'est le parenchyme central de la Pomme de terre qui renferme la plus forte proportion d'azote total. D'ailleurs, les principes azotés sont tous dissous, à l'exception des cristalloïdes cubiques des assises extérieures du parenchyme cortical (fig. 648, *a*) ; ce dernier tissu doit aux cristalloïdes de renfermer la plus forte proportion d'albuminoïdes.

Les cendres de la Pomme de terre consistent pour plus de moitié en potasse, qui représente la dominante de cette espèce (p. 489), pour un dixième seulement en acide phosphorique, et un dixième en acide sulfurique : ces trois composés sont prépondérants.

3° Le rhizome charnu de l'Hélianthe tubéreux ou *Topinambour* contient une réserve exclusivement dissoute, formée de principes azotés et d'une série d'hydrates de carbone, notamment l'inuline, qui est prédominante et caractéristique, l'hélianthémine et la synanthrine, qui ont même composition centésimale, puis le saccharose.

Un litre de suc de ces tubercules renferme 160 grammes, et plus, d'hydrates de carbone.

C'est en octobre que la teneur en inuline est la plus élevée. En novembre et en décembre, ce principe se métamorphose transitoirement en *lévuline*, composé beaucoup plus soluble dans l'eau et d'ailleurs *directement fermentescible*. Au printemps, vers le moment de la germination du tubercule, une régression de la lévuline en inuline a lieu : après quoi, ce dernier corps est converti en lévulose pour être assimilé.

4° Le rhizome tubéreux du Souchet comestible (*Cyperus esculentus*), féculent et sucré, est consommé dans la région méditerranéenne ; celui du *Maranta arundinacea* donne la fécule dite *arrow-root*.

5° Dans la Canne à sucre (*Saccharum officinarum*), le saccharose s'accumule surtout activement dans les entrenœuds, lorsque la croissance en longueur de la tige est achevée. La concentration maximum en est réalisée non loin du sommet, dans la tige adulte, à un niveau où la teneur en glucoses (dextrose et lévulose) est minimum.

Au-dessus de ce niveau, la proportion de glucoses augmente, comme dans toutes les régions en voie de développement (bourgeons... , qui ne peuvent assimiler le saccharose qu'à l'état de sucre interverti ; toutefois, les glucoses manquent entièrement dans le méristème terminal. Par contre, ce même méristème, ainsi que l'endoderme des faisceaux, renferment (et eux seuls) de l'amidon.

La feuille contient de l'amidon dans ses corps chlorophylliens ; du saccharose, du dextrose et du lévulose dans le suc.

La proportion de saccharose s'élève à 15 p. 100 dans le Sorgho ; elle atteint 18 et jusqu'à 22 p. 100 dans la tige de la Canne à sucre.

6° La *patate*, racine charnue de l'Ipomée batate (Convolvulacée), et l'*igname* de Chine, rhizome parfois énorme de la Dioscorée batate (Monocotylédone), l'un et l'autre alimentaires, renferment, outre leur abondante fécule (15 p. 100), une proportion assez notable de matières azotées (1 à 1,5 p. 100) ; le premier de ces tubercules contient de plus quelques centièmes de sucre.

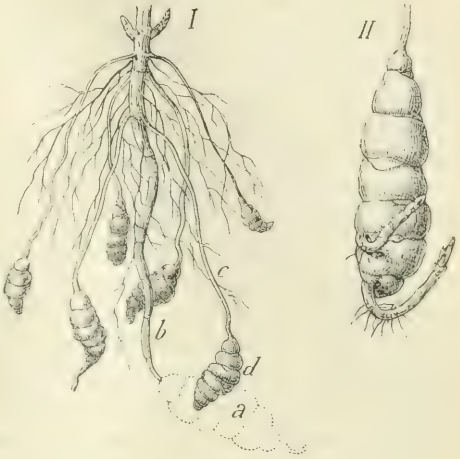


Fig. 649 et 650. — II, rhizome de *Stachys esculenta* (crosne du Japon), à sept entrenœuds, en voie de germination (un peu réduit). — I, *a*, trace du tubercule, qui a donné la plante actuelle ; *b*, tige issue du tubercule, portant des racines adventives et des rameaux souterrains *c*), qui se terminent en tubercules (*d*) (Seignette).

Le tubercule de l'igname, né du développement d'un bourgeon de la base de la tige, s'enfonce jusqu'à 80 centimètres et pèse parfois 20 kilogrammes. Pour faciliter l'arrachage de cette excellente plante alimentaire, on enterre un pot à fleur au-dessous de l'endroit où doit se développer le tubercule, à une profondeur d'environ 30 ou 40 centimètres. Une fois arrivé au fond du pot, le rhizome le remplit peu à peu, en se contournant en spirale : cette torsion s'opère dans le même sens que celle de la tige, c'est-à-dire vers la gauche.

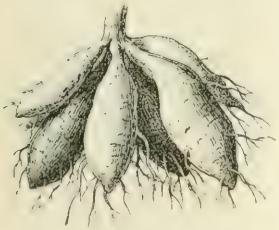


Fig. 651. — Racine fasciculée charnue du Dahlia (formée de racines latérales, nées à la base de la tige).

7° Dans le rhizome annelé de l'Epiaire comestible (*Stachys esculenta*), vulgairement *crosne* du Japon (fig. 649, II), le galactane est fort abondant, mais l'amidon manque.

8° La racine tubercule du Dahlia (fig. 651) est riche aussi en inuline (*lévuline* en hiver) ; elle contient, en outre, une forte proportion d'amides (tyrosine), ainsi que des phosphates en combinaison avec des acides

organiques; celle des Crucifères (Radis, Navet, Raifort) se distingue par ses principes sulfoazotés (p. 95).

9° La racine tubéreuse de la Betterave (*Beta vulgaris*) contient environ un dixième et jusqu'à 15 p. 100 de son poids frais de saccharose, avec 1,5 p. 100 de matières azotées; le saccharose manque à la tige et aux feuilles, qui, par contre, renferment du glucose.

10° La racine fasciculée charnue du Manihot (*M. utilissima*), très riche en fécule, mais toxique à l'état frais, sert à la préparation du *manioc* et du *tapioca* (Brésil, Afrique); elle pèse jusqu'à 15 kilogrammes.

On râpe d'abord la racine, ce qui fait apparaître de l'acide cyanhydrique, par le même mécanisme que dans les amandes amères (p. 93 : puis on abandonne la pulpe à elle-même pendant quelques jours, délayée dans un peu d'eau. Dans ces conditions, le principe toxique disparaît. C'est ensuite cette pulpe exprimée qui constitue le manioc, et le dépôt farineux, qu'abandonne le liquide passé, le tapioca.

11° Citons encore les écailles nourricières des bulbes, tantôt *amylifères* (Lis), tantôt pourvues seulement de principes dissous, tels que des *principes sulfurés* (essence d'Ail), de l'*inuline* (p. 117), etc.

On voit que, le plus souvent, c'est l'amidon, parfois le sucre, ainsi que des hydrates de carbone voisins, qui forment la principale réserve des organes végétatifs adultes.

Nombre de graines, au contraire, se font en outre remarquer par leur grande teneur en albuminoïdes. Le Blé, par exemple, en renferme, selon les variétés, de 11 à 14 p. 100; diverses graines de Légumineuses (Lentille, Pois, Haricot, Fève, Lupin), jusqu'à 25 et 30 p. 100, ce qui donne la proportion, relativement énorme, de 4,5 à 5,5 p. 100 d'azote.

SECTION II

DIGESTION DE L'ALIMENT

Définition. — La fonction de digestion comprend, d'une manière générale, les *transformations chimiques* qu'éprouvent les principes alimentaires inassimilables, préalablement à leur emploi par la plante.

La digestion s'exerce nécessairement sur tout principe insoluble dans l'eau, destiné à être assimilé, qu'il soit inclus dans la cellule, comme un grain d'amidon, ou extérieur à la plante, comme le phosphate neutre de calcium du sol.

Quand l'aliment est soluble dans l'eau, il peut se trouver à un état directement assimilable, et alors il n'est l'objet d'aucune action digestive préalable, lors de son utilisation par la plante : c'est le cas pour les nitrates, les glucoses, les amides. Mais il arrive aussi que l'aliment, quoique soluble, soit inassimilable, comme par exemple l'albumine, le saccharose : dans ce cas, la digestion devient tout aussi nécessaire que lorsqu'il s'agit d'un aliment insoluble.

Mécanisme de la digestion. — Le plus ordinairement, la digestion s'exerce, comme dans l'organisme animal, par l'intermédiaire de principes protéiques hydratants de l'ordre des *diastases zymases, ferments solubles*, p. 88), et c'est grâce à la fixation d'eau qui résulte de l'action diastasique que l'aliment, ainsi transformé, acquiert les qualités qui le rendent apte à être incorporé par la plante.

Par exception, ce sont des *sucs acides*, excrétés par la racine, qui opèrent la digestion des aliments minéraux insolubles du sol.

La digestion s'effectue, soit *extérieurement au corps*, soit et plus généralement *dans son intérieur*. Considérons successivement les deux cas.

I. — Digestion extérieure. — La plus générale des actions digestives externes est celle qu'exerce localement la portion souterraine de la plante, savoir, la racine des plantes vasculaires, les rhizoïdes des Mousses, etc., sur les sels insolubles de l'aliment ; une autre digestion extérieure plus spéciale s'observe chez les plantes dites carnivores.

1° Digestion des phosphates et carbonates insolubles. — On a vu plus haut que le phosphate de calcium est donné à la terre, tantôt directement sous forme de phosphate neutre, tantôt sous la forme complexe de superphosphate, dont la portion soluble (phosphate monocalcique) est ramenée par les bases du sol à l'état insoluble de phosphate de calcium neutre, ou de phosphate gélatineux de fer ou d'alumine.

Or, la solubilisation du phosphate calcique est due en

partie à l'intervention de l'*anhydride carbonique du sol*, en partie à la *digestion exercée par l'excrétion acide de la racine*.

a) Action de l'anhydride carbonique. — La portion de phosphate de calcium dissoute par l'anhydride carbonique terrestre, sous la forme de phosphocarbonate, est relativement faible, surtout dans les terres riches en calcaire.

En agitant un peu de phosphate de calcium neutre avec de l'eau de Seltz, puis filtrant la liqueur, on constate directement qu'à l'air libre, du phosphate neutre se précipite, en même temps que de l'anhydride carbonique se dégage, par suite de la dissociation du phospho-carbonate.

Dans la terre, ce gaz, ainsi que l'acide humique, exercent de préférence leur action sur les phosphates des sols pauvres en calcaire. Dans le cas contraire, c'est le carbonate surtout qui se trouve solubilisé, à l'état de bicarbonate, tandis que le phosphate subsiste à peu près inattaqué.

Conséquemment, il convient de ne pas donner simultanément le phosphate de calcium et la chaux aux terres siliceuses et humifères (*terres acides* des landes de Bretagne...); on comprend aussi l'inefficacité relative des phosphates crétacés de la Somme, chargés de calcaire, tandis que les phosphates du Pas-de-Calais ou des Ardennes, qui en sont presque dépourvus, sont beaucoup plus actifs.

Si l'acide phosphorique est combiné, non plus à la chaux, mais à l'alumine ou au sesquioxyde de fer, l'anhydride carbonique devient presque impuissant à le solubiliser; mais ces phosphates inassimilables peuvent être amenés, par double décomposition avec d'autres sels terrestres, à un état plus attaquable. Ainsi, le phosphate de sesquioxyde de fer, en présence du bicarbonate de calcium ou du carbonate de potassium, passe partiellement à l'état de phosphate calcique ou potassique, ce que l'on peut vérifier par l'expérience directe.

On voit, par ces exemples, que les réactions, qui sont susceptibles de s'accomplir dans le sol entre les divers principes alimentaires, sont des plus complexes.

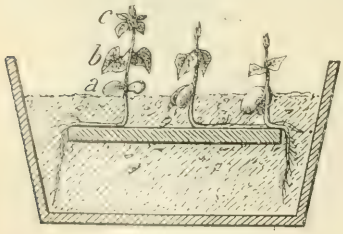


Fig. 652. — Corrosion digestive d'une plaque de marbre par la racine de jeunes plantules de Haricot. — *a*, cotylédons hypogés; *b*, feuilles primordiales simples et opposées; *c*, premières feuilles définitives, trifoliolées.

b) Excrétion des racines. — Grâce aux principes acides qui imbibent les *poils absorbants*, la racine digère elle-même les particules terrestres solides, nécessaires à sa nutrition.

Pour le prouver, on dispose une plaque de marbre bien unie au milieu d'un pot, rempli de sable humide (fig. 652), et dans lequel on sème du Blé, de l'Avoine, des graines de Haricot, etc. Quand les racines arrivent au contact du mar-

bre, ou encore de la dolomie, de l'apatite, elles rampent à sa surface, en quête du bord de l'obstacle, pour reprendre ensuite leur direction descendante, grâce à leur géotropisme positif : or, elles laissent sur la plaque une trace apparente, quoique peu profonde, indice de l'attaque du carbonate de calcium.

D'autre part, lorsque des graines germent librement dans une atmosphère humide et que les racines des plantules viennent à prendre le contact d'un papier bleu de tournesol, imbibé d'eau (fig. 653), elles y laissent très nettement en rouge l'impression de leur région pilifère.

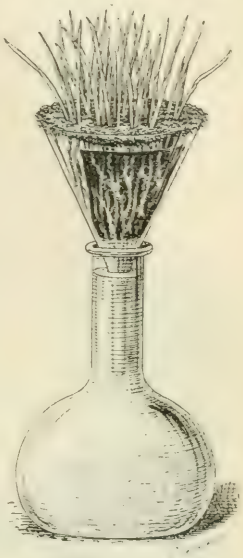


Fig. 653. — Culture d'Avoine, dont les racines s'allongent sur le papier de tournesol bleu, imbibé d'eau, qui garnit intérieurement l'entonnoir ; ce dernier repose sur un récipient rempli d'eau, qui maintient l'humidité.

Nature des principes excrétés par la racine. — Les principes digesteurs excrétés par les racines consistent en *acides libres* et en *sels acides*.

a) *Acides libres.* — Les acides, autres que l'acide carbonique, qui est incessamment émis par la région pilifère à l'état de dissolution, et l'anhydride carbonique, qui se dégage à l'état gazeux par les autres surfaces perméables de la racine, sont peu connus.

On sait seulement, par exemple, que dans diverses plantes (Euphorbes grasses...), le phosphate de calcium existe dans le suc cellulaire en combinaison avec l'acide malique, sous la forme de *malophosphate de calcium*, sel cristallisable (fig. 185, *g*), d'où l'on peut induire que, chez elles, l'acide malique figure probablement au nombre des produits excrétés par les racines.

La nature de l'acide émis paraît d'ailleurs pouvoir changer avec celle de la plante considérée, comme tend à le prouver le fait suivant. Tandis que le Blé peut donner, sous l'influence des superphosphates, une récolte triple de ce qu'elle est dans le même sol laissé sans engrais, le rendement de l'Avoine, au contraire, n'est que faiblement accru par l'addition de superphosphates, dans ce même terrain ; d'où il résulte que, dans la terre non fumée, où le Blé est impuissant à trouver la quantité d'acide phosphorique nécessaire à une récolte moyenne, l'Avoine, au contraire, absorbe assez activement cet aliment pour que l'addition de superphosphates reste presque sans utilité.

L'acide des racines de l'Avoine est-il de nature différente ou seule-

ment plus concentré que celui du Blé, c'est ce qui n'a pas encore été jusqu'ici établi.

b) Sels exosmosés. — Pour recueillir, puis ensuite déterminer, au moyen des réactifs appropriés, les sels transsudés au travers de la membrane des poils absorbants, on fait végéter des plantules de germination, la racine dans l'eau distillée ou sur du papier à filtrer humide (papier analytique sans cendres).

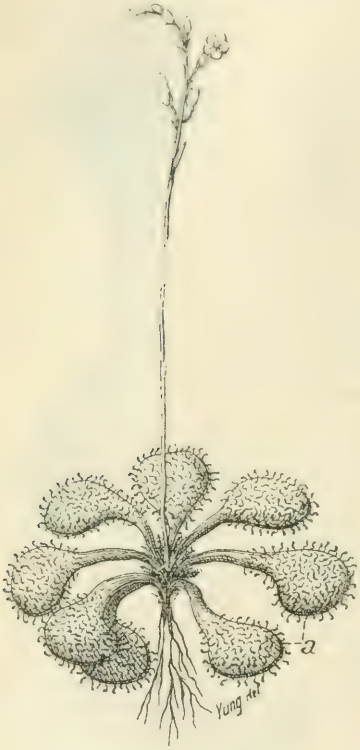


Fig. 654. — Rossolis à feuilles rondes (*Drosera rotundifolia*). — *a*, couronne de feuilles charnues, à limbe hérissé de tentacules sécréteurs (légèrement réduite).

Parmi les excrétions salines les plus fréquemment émises, on remarque les sels potassiques, notamment le *phosphate acide de potassium*. Les sels de calcium (Lupin) et de magnésium, en particulier les sulfates, sont beaucoup plus rares.

Comme excrétions organiques, on a pu déceler, dans quelques cas, du formiate de calcium, et exceptionnellement de l'oxalate acide de potassium (Jacinthe d'Orient).

Jamais la racine n'émet de principes diastasiques.

On voit que la *kaolinisation* des roches feldspathiques peut être réalisée tout aussi bien par les excrétions des portions souterraines des plantes (racines et rhizoïdes), que par l'anhydride carbonique des eaux terrestres. Dans les deux cas, la potasse du feldspath orthose passe à l'état de sel soluble (carbonate...), et est absorbée sous cette forme, ou entraînée dans la profondeur du sol, le silicate d'alumine hydraté (kaolin) subsistant seul.

2° Digestion de matières animales : plantes carnivores. — Quelques végétaux, de conformation parfois singulière, offrent

la propriété d'émettre un suc acide pepsinifère, qui semble agir à la manière du suc gastrique, pour transformer en peptones de petites quantités de matières animales azotées, telles que les parties molles du corps d'un Insecte.

On peut citer notamment : le Rossolis (*Drosera*), la Dionée, la Pinguicule et l'Utriculaire : mais on doit remarquer que la réalité de leur pouvoir digestif exige encore, pour être bien établie, de nouvelles recherches.

a) *Rossolis.* — Les Rossolis (fig. 654) prospèrent dans les terrains siliceux marécageux, comme les tourbières, les lacs

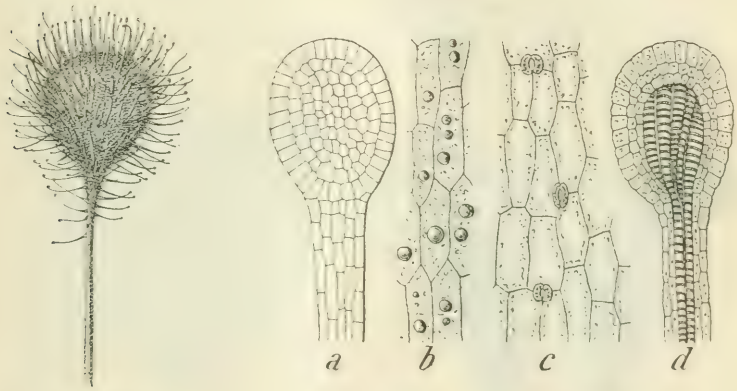


Fig. 655. Fig. 656. Fig. 657.

Fig. 655. — Feuille de Rossolis (*Drosera rotundifolia*), montrant les nombreux tentacules, renflés à leur extrémité, qui couvrent la face supérieure du limbe.

Fig. 656 et 657. — Structure des tentacules foliaires du Rossolis. — *a*, tentacule entier, montrant l'épiderme ; *b*, cellules de parenchyme, avec globules d'aspect oléagineux (matériaux alcooliques) ; *c*, épiderme de la base du pédoncule, avec stomates ; *d*, section longitudinale, montrant le fascicule central de trachées, plus épais dans la tête (gr. : 150).

en voie de dessiccation. Leur portion aérienne consiste en une rosette de petites feuilles charnues, à limbe arrondi ou ovale selon l'espèce, d'où s'élève en été une tige florifère de 10-15 centimètres de hauteur, pourvue d'un petit nombre de fleurs blanches.

La face supérieure du limbe (fig. 655) est hérissée de lobes ou *tentacules* fort sensibles, à tête ovoïde, toujours enduite d'une gouttelette brillante et visqueuse, qui n'est autre que l'excrétion diastasique peptonisante.

Examinés au microscope (fig. 657), ces tentacules se mon-

trent composés, outre l'épiderme stomatifère, d'une ou plusieurs assises de cellules, allongées suivant l'axe dans le pied, et d'un petit faisceau vasculaire de quelques trachées; ces dernières deviennent un peu plus nombreuses dans la tête.

Or, il suffit de toucher du doigt ces expansions de la feuille pour les voir aussitôt se rabattre et converger au point de contact : quelques instants après, les tentacules s'écartent de nouveau et reprennent leur direction rayonnante (fig. 655), caractéristique de l'état de repos (voy. aussi *Mouvement*).

Un très petit fragment de viande maigre, déposé sur la feuille, est bientôt enveloppé et comme noyé dans la sécrétion visqueuse; après quoi, la pepsine l'attaque en partie.

Dans les conditions naturelles, ce sont les parties molles de petits Insectes qui contribuent à l'alimentation de ces singuliers végétaux : seules, les pattes et les ailes, plus résistantes, subsistent sur les feuilles, témoins de l'action digestive dont le corps a été l'objet.

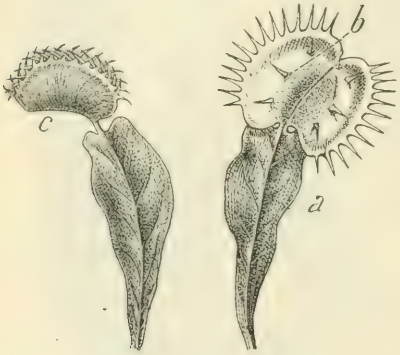


Fig. 658 et 659. — Feuille de Dionée gobe-mouche (*Dionæa muscipula*). — *a*, pétiole ailé ; *b*, limbe ouvert ; *c*, limbe fermé, à la suite d'un attouchement.

b) *Dionée.* — La Dionée gobe-mouche (*Dionæa muscipula*), autre Droséracée, de l'Amérique du Nord, offre des propriétés analogues à celles du Rossolis.

Les feuilles sont de même disposées en rosette. Les deux moitiés du limbe (fig. 658), qui sont mobiles autour de la nervure principale comme charnière, portent chacune sur leur face supérieure de nombreux petits poils glandulaires, et en outre trois poils excitables (*b*); leur bord est denté en scie.

Lorsqu'un Insecte vient à frôler les poils sensibles, les deux moitiés du limbe se replient l'une sur l'autre vers le haut, en engrenant leurs bords (*c*); le suc diastasique acide, émis par les poils glanduleux, opère alors un commencement d'attaque du corps, et bientôt le limbe étale à nouveau ses deux moitiés.

c) *Pinguicule.* — Dans la Pinguicule ou Grassette, plante

des tourbières comme le Droséra, ce sont encore les feuilles charnues, étalées sur le sol en manière de rosette, qui portent des poils glanduleux (fig. 217), les uns sessiles, les autres pédonculés (*h*), d'où exsude un suc peut-être digestif.

d) Utriculaire. — De la Pinguicule se rapproche botaniquement l'Utriculaire (fig. 660), plante aquatique, dont les

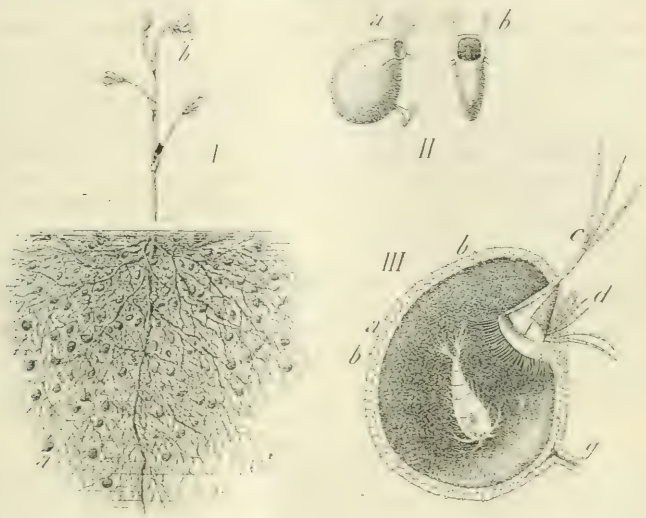


Fig. 660 à 662. — I, plant entier d'Utriculaire (0m,20). — *a*, rameaux submergés, parsemés d'outres; *b*, fleurs jaunes, à corolle labiée et éperonnée. — II, *a*, outre de profil; *b*, de face, avec les poils qui bordent les deux lèvres de l'ouverture ou *péristome*. — III, coupe d'une outre grossie, renfermant un Cyclope; *a*, paroi cellulaire; *b*, *b*, poils glanduleux, les uns externes, simples papilles, les autres internes, rameux, produisant un suc digestif; *c*, l'un des deux poils en pinceau de la lèvre supérieure; *d*, touffe ou brosse de poils simples, fixés au fond du péristome; plus bas, poils de la lèvre inférieure; *f*, repli en forme de cornet, fixé par son bord gauche et s'ouvrant de dehors en dedans; *g*, pédoncule d'attache avec fascicule vasculaire (Cohn).

rameaux submergés sont parsemés de petites outres (II, *a*, *b*), qui portent sur leur face intérieure des groupes de papilles, probablement sécrétrices (III, *b*).

Le repli en forme de demi-cornet (*f*), qui ferme l'outre en temps ordinaire, s'écarte facilement sous la pression des animalcules qui se disposent à y entrer; mais le péristome se referme, dès qu'ils ont pénétré dans l'urne, par suite du relèvement du cornet contre la voûte du péristome, en sorte que ces derniers se trouvent inévitablement capturés.

Au bout de quelques jours, le corps de ces animalcules

disparaît, digéré peut-être, tout au moins en partie, par la sécrétion des papilles.

Autres exemples de digestion externe. — Un phénomène très net de digestion externe est celui par lequel la Levure de bière, nourrie avec du saccharose, transforme ce sucre en dextrose et en levulose (*sucre interverti*), préalablement à son absorption et à son emploi, soit comme substance respiratoire, soit comme substance fermentescible (production d'alcool, etc., voy. *Levures*). A cet effet, la Levure excrète de l'*invertine*, diastase qu'il est par suite facile d'extraire des liqueurs, où végète ce Champignon (p. 91).

Mais la plus remarquable des digestions externes est celle qu'accomplit l'embryon des graines, en vue de consommer l'albumen (*parenchyme de réserve*), qui l'accompagne. Cette résorption s'effectue déjà avant la maturité chez diverses espèces (Pois...), dont les graines sont alors dites sans albumen; ailleurs, elle s'achève seulement pendant la germination (Ricin, Maïs, fig. 643, I, *b*), auquel cas les graines mûres sont dites albuminées (voy. *Graine*).

Citons encore la *pénétration des suçoirs* des plantes parasites (Gui, Lathrée, voy. *Parasitisme*), dans la profondeur des tissus de leurs plantes hospitalières; la *sortie des radicelles* au travers de l'écorce de la racine mère (fig. 326); la *liquéfaction de la gélatine* par les Moisissures (Aspergille, Pénicille), qui y apparaissent si facilement, lorsqu'on abandonne cet albuminoïde à l'air.

Ce sont là autant de phénomènes de digestion par voie diastasique.

2. — Digestion intracellulaire. — La digestion intracellulaire compte au nombre des phénomènes les plus généraux de la vie de la plante. Elle s'effectue, d'une manière générale, toutes les fois qu'un aliment, actuellement inassimilable, et jusqu'alors resté en réserve dans une cellule, doit être mis en œuvre par la plante.

Ici encore, les agents de la digestion ne sont autres que les *diastases*, principes azotés neutres, sécrétés par le protoplasme au moment de l'action : par *hydratation*, ils transforment les réserves actuellement inassimilables en produits susceptibles d'être incorporés à la matière vivante.

La digestion interne est particulièrement active dans les cotylédons des graines sans albumen en voie de germination, dans les albumens oléagineux (Ricin, Pin), dans les tubercules, bulbes, et autres formations riches en réserves.

Les albuminoïdes, qu'ils soient solubles (légumine...) ou insolubles (conglutine, p. 82; cristalloïdes, p. 85), sont hydratés en milieu acide par une pepsine (fig. 111, *c*), qui les convertit en peptones, et tout aussitôt, par un dédoublement plus profond, en corps cristallisables comme les amides

(fig. 124 et 125) ; l'amidon, sous l'action hydratante de l'amylase, passe à l'état de dextrine et de maltose (p. 113, fig. 145) ; l'inuline se transforme en lévulose par l'inulase ; les corps gras, en acides gras et autres produits par la saponase (p. 142) ; la cellulose de réserve de diverses graines (Lupin), en glucose par la cellulase ; le saccharose, en sucre interverti par l'invertine ; etc.

Principes diastasigènes. — La plante n'est pas capable à tout moment d'élaborer les diastases nécessaires à la digestion de ses réserves, à supposer d'ailleurs que les autres conditions nécessaires à la manifestation de la vie soient satisfaites.

Ainsi, nombre de graines (Pêcher...), de tubercules (Pomme de terre), etc., se refusent à germer, immédiatement après avoir acquis leur taille de maturité, bien que pourvus de réserves normalement constituées.

Une période de repos est alors indispensable (voy. *Germination*) à la plante pour élaborer les principes protéiques complexes, d'où procèdent ensuite les diastases, dès que les conditions de la germination sont satisfaites. Sans ces *principes diastasigènes*, le développement de la plante ne saurait s'effectuer.

CHAPITRE II

ABSORPTION DE L'ALIMENT

Définition. — Par absorption d'une substance, on entend sa pénétration par *diffusion* à l'intérieur du corps.

Il y a lieu de distinguer normalement :

1° *L'absorption des sucs terrestres*, qui s'effectue par la racine, et plus généralement par la portion souterraine de la plante (*rhizoïdes* des Mousses, des Lichens...). Ces sucs consistent essentiellement, chez les plantes vertes, en une dissolution aqueuse étendue de sels minéraux, compliquée de principes humiques chez les plantes sans chlorophylle.

2° *L'absorption de l'oxygène*, gaz nécessaire à l'entretien de la respiration. Cette fonction s'effectue par toutes les surfaces perméables du corps (voy. *Respiration*).

3° *L'absorption de l'anhydride carbonique*, suivie d'assimilation de ce gaz, fonction propre aux tissus chlorophylliens, soumis à l'action de la radiation lumineuse (voy. *Assimilation chlorophyllienne*).

4° Enfin *l'absorption de l'azote atmosphérique*, suivie également d'assimilation, œuvre exclusive des microorganismes bactériens, qui siègent dans les tubercules radicaux des Légumineuses (fig. 647), ainsi que de quelques autres Algues simples (voy. *Assimilation de l'azote*).

I. — MARCHE GÉNÉRALE DE L'ABSORPTION

Considérons ici, pour plus de simplicité, une plante réduite à une simple cellule sphérique, telle qu'un Protocoque (Algue verte, fig. 9, *a*), et supposons-la plongée dans une solution nutritive, pourvue de tous les éléments nécessaires à la vie. Cette cellule active va être le siège d'une *diffusion*.

Il en sera de même pour toute cellule vivante d'une plante quelconque (fig. 663).

1° **Diffusion.** — Chacune des substances de la solution nourricière traverse la membrane cellulosique (fig. 663, *a*), puis la membrane albuminoïde (*b*), avec une vitesse déterminée par la nature propre de la substance considérée et par la perméabilité des deux membranes vis-à-vis d'elle.

On donne le nom d'*osmose* à ce cheminement au travers des interstices moléculaires d'une paroi perméable. L'osmose n'est pas autre chose qu'un cas particulier de la *diffusion*.

Les sels minéraux (nitrates...), les acides organiques, etc., sont tous très osmosables; au contraire, les matières albuminoïdes (albumine, caséine...), certains principes ternaires (gomme, glycogène...), etc., se montrent dépourvus, ou à peu près, de cette propriété; en sorte qu'ils ne peuvent être absorbés tels quels, mais seulement après digestion préalable.

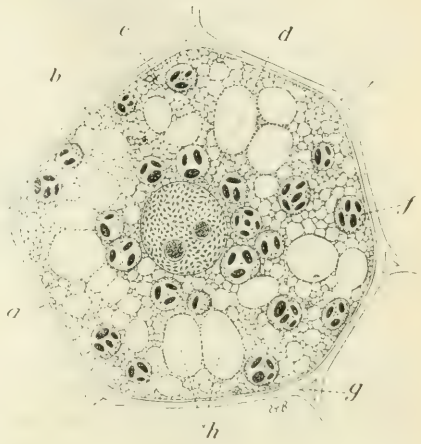


Fig. 663. — Cellule d'une jeune plantule (tige) de Lupin blanc (gr. : 1200). — *a*, membrane cellulosique; *b*, membrane protoplasmique; *c*, réseau protoplasmique fondamental; *d*, noyau avec deux nucléoles; *f*, chloroleucites avec amidon; *g*, méat intercellulaire; *h*, vésicules à suc cellulaire (hydroleucites).

On nomme *endosmose* la diffusion qui s'opère de l'extérieur de la plante vers l'intérieur, et *exosmose* le phénomène inverse, par lequel une substance, actuellement intracellulaire, l'anhydride carbonique de respiration par exemple, gagne la surface externe du corps, en traversant les membranes des cellules qui l'en séparent.

Arrivées dans la cavité cellulaire, les substances absorbées par la membrane *se diffusent* dans le suc (*h*), cela indépendamment les unes des autres, avec une vitesse proportionnelle à leur coefficient de diffusibilité vis-à-vis de l'eau.

2° **Force osmotique du protoplasme.** — Ici intervient une nouvelle force, la *force osmotique* du contenu vivant de la cellule, grâce à laquelle le cheminement centripète que repré-

sente la double diffusion à travers la membrane et le suc acquiert une remarquable intensité.

Le protoplasme exerce en effet sur les substances aptes à être absorbées, qui environnent la plante, une puissante attraction, d'autant plus nécessaire que les particules solides du sol naturel retiennent énergiquement, par capillarité, les sucs terrestres dans leurs interstices.

Sans cette action attractive, la masse des substances absorbées serait bien insuffisante à l'entretien de la vie de la plante, du moins si l'on en juge par la *lenteur avec laquelle s'opère la diffusion* de deux liquides amenés au contact.

Si l'on retourne, par exemple, des tubes barométriques, remplis d'eau, sur des cristallisoirs renfermant chacun une dissolution colorée de bichromate de potassium, de sulfate de cuivre, etc., on constate qu'au bout de trois mois, le bichromate s'est élevé seulement de 50 centimètres dans le tube, le sulfate de cuivre de 20 centimètres, etc.

La diffusion est surtout lente pour les substances organiques neutres (sucres, albumine), au contraire plus rapide pour les acides et pour les sels.

Absorption élective. — La force osmotique, qui siège dans le protoplasme actif, dépend de l'état d'agrégation propre à la substance vivante dans la plante considérée et peut par suite varier dans d'assez grandes limites d'une plante à une autre. On comprend par là comment une même substance arrive à s'accumuler dans une espèce, tandis qu'elle fait presque entièrement défaut à une autre, le milieu ambiant étant d'ailleurs le même dans les deux cas.

C'est ainsi qu'une jeune plantule de Courge, encore dépourvue de nitrates, se charge si bien de ce genre de sels, même dans un sol à peu près stérile (sable siliceux), que la solution sulfurique de diphénylamine (p. 158) colore le suc en bleu intense : dans les conditions normales de la végétation, le suc de cette plante est à peu de chose près saturé de nitrate de potassium.

Le Blé et l'Avoine offrent vis-à-vis des nitrates un pouvoir absorbant sensiblement moindre, et le Lupin, le Haricot, le Pois, etc., ne renferment, dans les mêmes conditions, que des traces à peine appréciables de ces sels.

Comme *plantes nitrophiles*, on peut mentionner, outre les espèces précitées (Courge, Blé, Avoine), le Seigle, la Betterave, les Borraginées, les Labiées ; comme *plantes thiophiles*, c'est-à-dire avides de sulfates, les Légumineuses (Lupin...).

L'Ail absorbe avec élection les phosphates ; divers arbres

les chlorures. Les Crucifères sont remarquables aussi par l'énergie avec laquelle elles accumulent les sels dans leur suc cellulaire, tandis que les Amentacées (Chêne...), les Conifères (Sapin...), n'absorbent que juste la quantité de sels nécessaire à leur consommation immédiate.

3° **Equilibre diffusif.** — A mesure que les substances ambiantes pénètrent ainsi à l'intérieur du corps, il tend à s'établir, entre le milieu extérieur et le contenu cellulaire, un *état d'équilibre*, caractérisé par une concentration égale de chacune des substances absorbées à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule : à partir du moment où cet équilibre diffusif se réalise, toute absorption cesse.

Mais on voit tout de suite que, dans l'état de *vie active*, cet équilibre ne saurait s'établir que pour les substances inutiles à la cellule, comme par exemple le silicate de sodium ; car les autres substances, par cela même qu'elles sont sans cesse incorporées au protoplasme, empêchent l'équilibre diffusif de se réaliser.

En résumé, *diffusion* des substances extérieures à travers la membrane (*osmose*) et dans la masse du suc ; en même temps, *force osmotique du protoplasme*, voilà les puissances mises en jeu au cours de l'absorption.

4° **Continuité de l'absorption.** — On vient de dire que l'équilibre diffusif, qui tend à s'établir dans la plante, est à tout instant troublé par l'assimilation des principes que le protoplasme emprunte au suc cellulaire, ce qui crée dans ce dernier une sorte de vide et par suite assure la continuité de l'absorption.

Cette continuité peut résulter aussi de la précipitation de tout ou partie de la substance considérée, à l'état insoluble. C'est le cas pour les sels calciques absorbés, lorsqu'ils rencontrent de l'acide oxalique dans le suc cellulaire : le calcium est alors précipité à l'état d'oxalate (fig. 172), tandis que l'acide du sel se trouve engagé dans d'autres combinaisons.

En définitive, c'est donc la *consommation d'une substance*, c'est-à-dire sa disparition comme telle, qui *règle son absorption*, que d'ailleurs cette consommation ait lieu par assimilation, ce qui est le cas général, ou par insolubilisation.

Mais il suffit que l'une des substances essentielles à la vie vienne à manquer dans le milieu extérieur, pour que l'ab-

sorption des autres soit tôt ou tard arrêtée : car l'assimilation des diverses substances de l'aliment s'accomplit solidairement, chez les plantes vertes, dans les tissus chlorophylliens : et, par là même, faute seulement de l'une d'entre elles, l'incorporation des autres se trouve compromise. L'équilibre diffusif se réaliserait donc forcément pour ces autres aliments, exactement comme pour un composé inutile à la plante.

Remarquons enfin qu'une plante, consommant très inégalement les diverses substances qu'elle puise dans le milieu ambiant, la composition centésimale d'une solution nutritive, dans laquelle végète cette plante (fig. 643), change petit à petit au cours du développement.

Diffusion expérimentale des liquides. — Pour établir physiquement une diffusion, il suffit de séparer par une membrane perméable, animale ou végétale, deux liquides différents, de même niveau, ou un même liquide à des concentrations différentes ; par exemple de l'eau pure et une dissolution de glucose, de chlorure de sodium ou d'albumine (fig. 664).

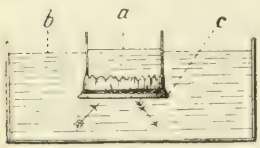


Fig. 664. — *c*, membrane, séparant les deux liquides *a* et *b* ; *a*, solution d'albumine, de sucre, de sel ; *b*, eau pure. Le niveau s'élève un peu en *a*, à cause de la prédominance de l'endosmose de l'eau pure sur l'exosmose du sucre (indiquées par les flèches).

Au bout de quelques heures, on peut reconnaître, dans l'eau tout à l'heure pure du vase extérieur (*b*), la présence de glucose par la liqueur de Fehling (p. 120), et de sel marin par le nitrate d'argent, tandis qu'on n'y décèle pas trace d'albumine, par ébullition du liquide en présence d'une petite proportion d'acide nitrique.

L'exosmose des deux premiers corps se poursuit, par diffusion au travers de la membrane, puis dans l'eau, jusqu'à ce que la concentration des liqueurs soit la même dans les deux vases : à ce moment, l'équilibre osmotique est établi.

Le niveau (*a*) du liquide intérieur (eau sucrée...), primitivement le même que celui de l'eau pure ambiante (*b*), s'élève un peu pendant la diffusion, parce que, indépendamment de l'exosmose du sucre et du sel, il se produit une endosmose très active d'eau, par suite de l'action attractive ou *force osmotique* du sucre, etc., comparable à celle dont le protoplasme est le siège ; mais cette différence de niveau va en s'effaçant, à mesure que l'eau extérieure se charge des principes diffusés, et les niveaux se retrouvent sur le même plan horizontal à la fin de la diffusion.

Cristalloïdes et colloïdes. — On nomme, d'une manière générale, *substances cristalloïdes*, les substances, ordinairement cristallisables, dont les dissolutions sont capables de traverser les membranes perméables (sels, acides, sucres), et *substances colloïdes*, celles, généralement amorphes, qui

sont dépourvues de cette propriété, ou du moins qui ne passent qu'en très minime proportion (albuminoïdes, diastases, glycogène, gommes).

Dialyse. — Si, dans le dispositif précédent, la masse d'eau pure (*b*) est considérable par rapport à celle de la dissolution, les principes osmosables de cette dernière se répandront pour ainsi dire intégralement dans l'eau pure, et la dissolution ne renfermera plus que les principes colloïdaux. Cette séparation des corps cristalloïdes d'avec les colloïdes dans un mélange complexe, par le moyen d'une membrane, constitue la *dialyse*.

La dialyse intervient, par exemple, dans le traitement des sucs végétaux, dont on veut extraire les principes cristallisables (amides, hydrates de carbone) : les albuminoïdes, les gommes et autres substances colloïdales généraient en effet la cristallisation, si les sucs en question étaient directement concentrés, sans dialyse préalable.

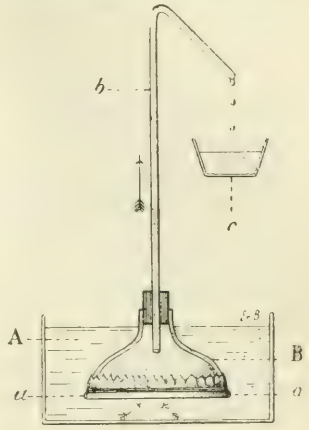


Fig. 665. — Osmomètre. — A, vase extérieur rempli d'eau pure. — B, vase intérieur (diamètre : 6 centimètres), fermé par la membrane (vessie) (*a*) et renfermant la solution sucrée, salée, etc. ; *c*, liquide sucré, etc., écoulé, par suite de l'endosmose d'eau, indiquée par les flèches.

Force osmotique : osmomètre. — Pour mettre en évidence et comparer les forces osmotiques d'une série de substances, on peut faire usage du dispositif suivant, dit *osmomètre* (fig. 665).

Un petit récipient (B), fermé inférieurement par une membrane animale (*a*) et surmonté d'un tube coudé, de 60 à 80 centimètres de longueur, plonge dans un cristallisoir (A), rempli d'eau pure : il représente une cellule et renferme, jusqu'au niveau de l'eau extérieure, une dissolution concentrée de sucre ou de chlorure de sodium par exemple.

Au début, les niveaux des liquides des deux vases se trouvent dans le même plan horizontal.

Or, en même temps que s'effectue l'exosmose du sucre ou du sel, l'eau extérieure traverse avec force la membrane et se répand dans le vase intérieur, grâce au pouvoir attractif propre ou *force osmotique* de la substance qu'il contient : il y a, en un mot, endosmose d'eau. Et cette endosmose est tellement supérieure à l'exosmose du sucre ou du sel de la dissolution que le niveau s'élève dans le tube, si bien qu'au bout de quelques heures, le liquide commence à s'écouler, goutte à goutte, en *c*.

Par suite de cet écoulement d'eau sucrée ou salée, et aussi à cause des pertes dues à l'exosmose, le pouvoir osmotique de la dissolution intérieure va évidemment en s'affaiblissant, en sorte qu'au bout d'un ou plusieurs jours l'émission de liquide cesse. Puis le niveau baisse, tout à

la fois par l'effet de l'exosmose, toujours agissante, et de la pression de la colonne liquide, jusqu'à reprendre le même niveau que celui de l'eau, maintenant sucrée ou salée, du vase extérieur. A ce moment, la concentration est devenue la même de part et d'autre de la membrane, et l'équilibre diffusif se trouve établi.

La cause d'affaiblissement, due à l'exosmose des substances cristalloïdes précédentes, n'existerait pas, si, au lieu d'employer un sucre ou un sel comme substance osmosante, on avait recours à l'albumine ou à une autre substance colloïdale.

Lorsque le tube (*b*) est rectiligne, la hauteur à laquelle s'arrête en définitive le liquide mesure le pouvoir osmotique de la substance considérée, dans l'état relatif où se trouvent alors les deux liquides.

Diffusion des gaz. — La vitesse de diffusion des gaz atmosphériques au travers des membranes cellulaires varie avec la nature du gaz considéré et celle de la membrane ; elle est proportionnelle au coefficient de diffusion et à la pression du gaz.

La diffusion est plus rapide au travers des membranes cellulosiques normales, comme celles qui limitent les méats et lacunes de la feuille et qui communiquent directement avec l'air ambiant par l'ostiole des stomates, qu'au travers des membranes cutinisées ou subérifiées.

Détermination de la vitesse de diffusion. — Pour étudier, par exemple, la diffusion au travers de la cuticule, on isole préalablement une lame de cette substance par une *macération* de feuilles de Chou, de Houx, de Potamot, etc., dans l'eau : le Bacille amylobacter, qui prend naissance dans ces conditions et détruit à la longue les parenchymes cellulosiques, laisse intacte la cuticule, que l'on peut ainsi obtenir dans son entier, sous la forme d'une lame translucide (parchemin végétal).

On dispose ensuite un fragment non stomatifère de cette membrane entre les bases accolées de deux cylindres, munis de tubes abducteurs qui permettent d'y introduire les gaz à étudier ; l'un de ces cylindres porte un manomètre.

S'il s'agit, par exemple, de déterminer la vitesse de diffusion de l'oxygène, on remplit de ce gaz le cylindre à manomètre, après y avoir introduit une dissolution de potasse, et l'autre cylindre d'anhydride carbonique. A mesure que ce dernier diffusera dans le premier cylindre, il sera fixé par la potasse, tandis que l'oxygène se répandra dans le cylindre à anhydride carbonique.

La diminution de pression h, indiquée par le manomètre, permettra de calculer, en fonction du volume d'oxygène initial V, la portion x de ce volume qui s'est diffusée à travers la membrane, et qui exprimera la vitesse de diffusion. On a, en effet :

$$x = \frac{Vh}{H}$$

Pour étudier ensuite la diffusibilité de l'anhydride carbonique, on enlève la potasse du tube à manomètre et on remplit ce tube de ce dernier gaz, tandis que l'autre reçoit de l'oxygène à la pression H. Cette fois, la vitesse de diffusion de l'anhydride carbonique étant beaucoup plus grande que celle de l'oxygène, on constatera encore une diminution de pression h' ; mais elle correspondra, au bout du même temps que celui de l'expérience précédente, à la différence $y-x$ des volumes respectifs des deux gaz diffusés. On a donc :

$$y - x = \frac{Vh'}{H} ;$$

d'où :

$$y = \frac{Vh'}{H} + x = \frac{Vh'}{H} + \frac{Vh}{H} = \frac{V}{H}(h' + h).$$

On a reconnu ainsi que les volumes de gaz diffusés sont sensiblement indépendants de la température, mais qu'ils augmentent avec la pression.

La vitesse de diffusion à travers la cuticule est 2,5 fois plus faible pour l'hydrogène que pour l'anhydride carbonique : 5,5 fois plus faible pour l'oxygène que pour ce dernier gaz, et enfin 11,5 fois plus faible pour l'azote. Ce dernier gaz est par conséquent de beaucoup le moins diffusible.

II. — DE L'ABSORPTION RADICULAIRE

Considérons maintenant plus spécialement l'*absorption des liquides* par la racine.

L'absorption : fonction essentielle de la racine. — La fonction essentielle de la racine est d'*absorber les sucs terrestres*, nécessaires au développement de la plante. Ces sucs renferment, sous la forme minérale saline (nitrates, phosphates...), l'aliment entier de la plante verte, sauf l'anhydride carbonique, que puisent dans l'air les organes chlorophylliens.

Une fois pénétrés dans la plante, les sucs terrestres constituent ce que l'on nomme la *sève brute*.

Seules, les plantes sans chlorophylle absorbent activement les principes terrestres organiques (*principes humiques*). Toutefois, quand des Champignons vivent en symbiose avec des racines (voy. *Mycorhizes*), ils peuvent aussi transmettre à ces dernières une notable proportion de ces composés.

Siège de l'absorption. — L'absorption radiculaire s'exerce essentiellement par la *région pilifère* (fig. 666, *c*) : chaque

cellule superficielle de cette région, qu'elle soit ou non allongée en poil, joue le rôle d'un petit endosmomètre.

a. La localisation de la fonction d'absorption dans l'assise pilifère résulte déjà de la connaissance de la structure de la racine. En effet, au niveau de la coiffe, l'assise actuellement superficielle (fig. 313, *k*), entrée dans la phase dernière de son évolution, est à peu près dénuée de vitalité et ne tarde pas à se desquamer. Ses membranes sont subérifiées : aucune absorption ne saurait donc se produire au sommet même de la racine. Aussi bien le rôle de la coiffe est-il purement de protéger le foyer de croissance (*cellules initiales*, fig. 313, *i*, *l*, *m*), qu'elle enveloppe.

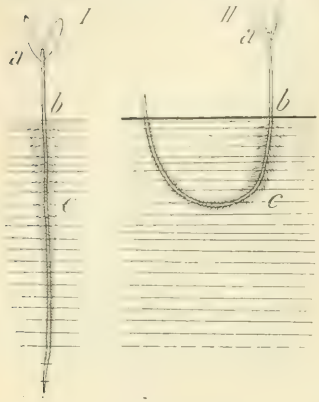


Fig. 666. Fig. 667.

Fig. 666. — Jeune plantule de Passerage cultivé, vulgairement Cresson alénois (*Lepidium sativum*). — *a*, cotylédons verts et gemmule ; *b*, hypocotyle ; *c*, racine primaire avec sa région pilifère.

Fig. 667. — Même plantule ; le sommet de la racine, dépourvu de poils absorbants, a été élevé au-dessus de l'eau, et cette dernière couverte d'une lame d'huile. La plantule végète.

D'autre part, au-dessus de la région pilifère, la surface, ordinairement brune, du membre est couverte des débris inertes de poils flétris, et ce revêtement, par lui-même inabsorbant, se trouve renforcé encore par l'assise subéreuse sous-jacente (fig. 302, *b*), qui est nettement différenciée à ce niveau. A plus forte raison, les portions plus élevées de la racine, pourvues de liège secondaire, ne sauraient-elles intervenir dans l'absorption des sucs nourriciers.

Il ne reste donc, pour l'accomplissement de cette fonction fondamentale, que la zone intermédiaire aux précédentes, savoir, la *région pilifère* (fig. 666, *c*) et la *région unie* plus jeune, plus ou moins marquée selon les plantes, appelée à lui succéder : les cellules superficielles y sont d'ailleurs abondamment pourvues de protoplasme, et leurs membranes, purement cellulosiques, sont très perméables.

b. L'expérience conduit à la même conclusion. Si, en effet, l'on vient à sectionner la portion terminale d'un jeune pivot non encore ramifié, au-dessous des premiers poils, en opé-

rant sur des plantules qui végètent en solution nutritive (Fève...), ces dernières continuent à vivre et produisent de vigoureuses radicelles ; mais leur pivot cesse de s'allonger, puisqu'on en a éliminé le foyer de croissance.

Si, au contraire, la section est pratiquée au-dessus de la région pilifère, la plante se flétrit, d'autant plus vite qu'on a soin de mieux imperméabiliser la surface de section, où les vaisseaux sont librement ouverts, au moyen de cire ou d'un corps gras par exemple.

On constate le même dépérissement pour une plantule intacte (Passerage...), dont la région pilifère seule est élevée au-dessus du niveau de l'eau et isolée de cette dernière par une mince couche d'huile, tandis que la disposition inverse (fig. 667), dans laquelle la partie de la plantule dépourvue de poils est seule émergée, n'est d'aucun effet nuisible.

Intensité de l'absorption. — 1° L'absorption radiculaire est proportionnelle à la *surface de contact* des cellules absorbantes avec le milieu ambiant.

Remarquons, à ce propos, que le développement des poils absorbants (fig. 668) se règle en quelque mesure sur la quantité d'eau mise à la disposition de la racine.

Les racines de Jacinthe, par exemple, n'en produisent pas, lorsqu'elles se développent directement dans l'eau (fig. 299), tandis qu'elles en offrent au cours de leur végétation terrestre.

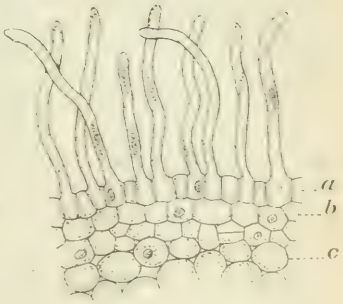


Fig. 668. — Écorce primaire de racine. — *a*, assise pilifère ; *b*, assise subéreuse ; *c*, parenchyme cortical proprement dit (gr. : 100).

2° En second lieu, l'absorption est proportionnelle au *pouvoir osmotique* de chaque cellule, pouvoir qui se mesure essentiellement à la masse de protoplasme qu'elle renferme.

C'est en perdant petit à petit leur protoplasme que les poils les plus anciens, c'est-à-dire les plus éloignés du sommet, sans cesse drainés par les sucs nourriciers, deviennent incapables d'absorber plus longtemps l'aliment et se flétrissent, tandis que d'autres très actifs naissent de l'allongement des premières cellules de la région encore unie, cela pendant toute la période de croissance de la racine.

Grâce à ce renouvellement et à ce flétrissement simultanés, la région absorbante reste à peu près semblable à elle-même aux diverses phases du développement de la racine.

3° L'absorption est d'autant plus rapide que les produits absorbés sont plus promptement consommés par la plante. Cette *consommation* est surtout active dans les feuilles, car c'est en elles que se fait l'assimilation des sels terrestres, ainsi que de l'anhydride carbonique. Cette assimilation totale exige l'intervention de la radiation lumineuse, et cette dernière est captée, grâce à l'intermédiaire de la chlorophylle.

4° L'absorption s'opère *plus difficilement dans la terre végétale qu'en solution nutritive*.

Dans le sol, en effet, la racine doit vaincre à tout instant les attractions capillaires, qui retiennent les sucs nourriciers entre les particules de terre. Or, ces attractions sont d'autant plus puissantes que le sol est plus appauvri en eau par la végétation ; car les sucs se trouvent alors confinés dans des interstices de plus en plus étroits, à l'état de très fines gouttelettes, énergiquement retenues. Aussi, à partir d'un certain degré d'épuisement, la terre ne cède-t-elle pour ainsi dire plus d'eau à la plante.

Si la solution des principes nourriciers du milieu extérieur est *trop concentrée*, la plasmolyse (fig. 580, II), c'est-à-dire la contraction du corps protoplasmique par exosmose d'eau, peut survenir et occasionner le dépérissement de la plante. C'est ce qui a lieu pour les plantes franchement terrestres (Orme...), qui viennent à être transplantées au voisinage de la mer, où leurs racines baignent dans l'eau salée.

Il en est de même des arbres des plantations des villes, qui subissent l'action du sel brut, employé à hâter la fonte des neiges : le chlorure de sodium et le chlorure de magnésium, qui l'accompagne, sont nuisibles déjà à la dose de 10 milligrammes pour 100 grammes de terre, et cette dose se trouve parfois plus que décuplée au contact des racines mortes.

5° *L'absorption d'un excès d'eau* se traduit par une *hypertrophie* marquée des parenchymes.

Ainsi, l'hypocotyle de plantules de Lupin blanc, qui ont germé à l'obscurité et sous cloche, dans une terre très humide — circonstances qui annulent la transpiration —, est souvent deux ou trois fois plus épais que celui de plantules normales, qui ont végété à l'air libre ; la tension de turgescence inté-

rieure y devient même si forte que l'hypocotyle peut éclater.

C'est aussi à une trop grande absorption d'eau qu'est dû, dans certains cas, l'éclatement des troncs d'arbres et des fruits charnus (prune, orange, raisin).

6° Notons enfin qu'au-dessous d'une certaine *température*, qui est d'environ 3 degrés pour la Courge, il ne se produit plus d'absorption sensible au niveau des racines.

Conséquence de l'absorption locale des sucs terrestres : Assolements.—La culture prolongée d'une plante dans un même sol a pour effet d'épuiser surtout la terre au niveau des régions absorbantes des racines.

Si la racine est pivotante (Vigne, Betterave) et cultivée en plants serrés, l'appauvrissement sera plus marqué pour les couches profondes; une racine fasciculée, au contraire (Graminées), stérilisera surtout les couches superficielles.

L'épuisement portant avant tout sur les *dominantes* (p. 489) des plantes considérées, il devient nécessaire de les restituer périodiquement à la terre sous forme d'engrais, au risque de ne plus obtenir qu'une médiocre récolte.

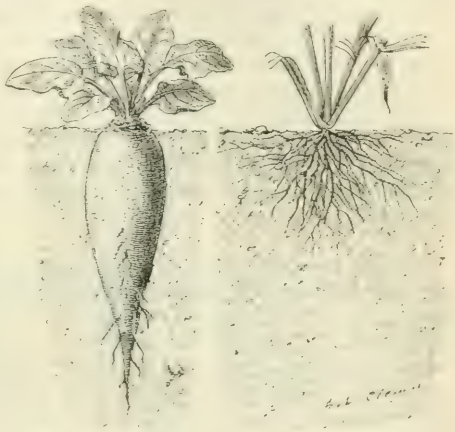


Fig. 669. Fig. 670.

Fig. 669. — Racine terminale pivotante charnue de la Betterave, à la fin de l'été de la première année.

Fig. 670. — Racine fasciculée fibreuse du Blé, comprenant la racine terminale et des racines latérales, issues de la base de la tige.

Pour utiliser le plus complètement possible les éléments fertilisants que renferme le sol arable à ses divers niveaux, on a recours aux *assolements*, c'est-à-dire aux alternances de culture.

Le plus ordinairement, on fait succéder une plante à racine fasciculée (Blé, fig. 670, Pomme de terre), qui épuise plutôt les couches superficielles, à une plante à racine pivotante (Betterave, fig. 669, Luzerne), qui se nourrit surtout aux dépens des couches profondes. Cette alternance ou *rotation* est surtout rationnelle, quand les dominantes des deux plantes sont les mêmes, ce qui est précisément le cas pour le Blé et la Betterave, dont l'engrais essentiel est en effet l'engrais azoté.

On pourra de même cultiver consécutivement deux ou plusieurs plantes à racine fasciculée dans la même terre, quand leurs dominantes sont différentes. Telles sont le Blé, à dominante d'azote, et la Pomme de terre, à dominante de potasse.

Intercalation de Légumineuses. — Dans les régions où le Froment constitue la principale culture, on intercale parfois, entre deux cultures de cette Céréale, une culture annuelle d'une Légumineuse (Trèfle...) : les plantes de cette dernière famille accumulent, on le verra plus loin, l'azote atmosphérique sous forme d'albuminoïdes dans les nodosités de leurs racines (fig. 647), grâce au travail de Bactéries spéciales, qui coexistent avec elles. En enfouissant ensuite en automne tout ou partie de la récolte de Trèfle à l'état d'*engrais vert*, l'azote albuminoïde passe successivement, grâce aux ferments terrestres (voy. *Nitrification*), à l'état de sels ammoniacaux et de nitrates, que la culture suivante de Froment pourra utiliser; le sol aura en outre gagné en éléments humiques.

Il deviendra dès lors inutile, au printemps suivant, de donner à la terre tout l'engrais azoté qu'elle aurait exigé, si les cultures de Blé s'y étaient succédé sans intercalation de Légumineuses.

Ces dernières plantes, justement qualifiées d'améliorantes, peuvent du reste être cultivées simultanément avec une autre : on intercale, par exemple, des Lupins dans la Pomme de terre.

Grâce aux propriétés améliorantes des Légumineuses, l'ancienne pratique de l'assolement triennal, dans lequel, après deux cultures annuelles de Blé, la terre était laissée à elle-même, *en jachère*, pendant la troisième année, pour reconstituer ses nitrates aux dépens de la fumure organique, n'a plus de raison d'être.

Exemple d'assolement. — Dans la grande culture, notamment dans le Nord de la France, on pratique fréquemment l'assolement quinquennal suivant : 1e année, Pomme de terre ou Betterave; 2e, Blé; 3e, Légumineuse (Trèfle...); 4e, Blé; 5e, Avoine.

Si le sol est de bonne fertilité et convenablement pourvu d'engrais minéraux et organiques au début de la première année, il suffit d'y introduire la matière azotée (sulfate d'ammonium ou nitrate de sodium), lors de la culture du Blé, puis de l'Avoine, pour obtenir un rendement élevé.

L'Avoine succède d'ordinaire au Blé, parce que là où le Blé n'absorbe plus certains aliments en quantité suffisante, notamment les phosphates naturels, qui exigent une solubilisation préalable (p. 503), l'Avoine au contraire continue à donner une récolte abondante (p. 505), le pouvoir digestif des sucs acides, excrétés par ses racines, étant plus considérable.

Absorption des colorants. — Diverses plantes peuvent absorber des colorants, sans pour cela cesser de vivre, si toutefois leur concentration n'est pas trop forte. Parmi ces colorants, on peut citer : le violet de méthyle, la fuchsine, la safranine, le vert d'iode, le violet de gentiane, etc.

Les granulations du protoplasme s'en imbibent peu à peu, puis les déversent dans le suc des vacuoles, où ils s'accumulent. Le noyau lui-même, d'ordinaire inapte à les absorber lorsqu'il est vivant, ainsi du reste que les chromatophores, s'empare de certains violets d'aniline suffisamment étendus, circonstance qui permet de fixer ces organites cellulaires à leurs divers états, au cours même de leur développement, par exemple dans les poils staminaux du Tradescantia (fig. 21).

A la longue, le protoplasme coloré perd son pigment, lorsque la plante vient à être replacée dans son milieu normal.

Au contraire, d'autres colorants (nigrosine, bleu d'aniline...) ne sont

pas absorbés du tout par les tissus vivants; d'autres enfin sont absorbés, mais non accumulés (rouge Congo, éosine).

Le bleu de méthylène est absorbé par la racine intacte des plantules de Maïs, de Haricot d'Espagne, de Fève, etc., et ces plantules restent vivantes, si la dissolution bleue est assez étendue. Après avoir traversé le parenchyme cortical de la racine, ce colorant se fixe surtout sur les vaisseaux et les éléments lignifiés adjacents; il n'empêche pas la plante de végéter et de fleurir. La fuchsine, au contraire, n'est pas absorbée par les trois espèces précitées, mais bien par le Ricin et l'Hélianthe annuel (Topinambour).

Lorsque l'action des colorants se prolonge, le protoplasme meurt; toutefois on constate que la résistance à l'imprégnation est plus longue pour la membrane limitante des vésicules à suc cellulaire (*hydroleucites*, fig. 21, *a*) que pour le protoplasme proprement dit (p. 18).

III. — ABSORPTION DES LIQUIDES PAR LES FEUILLES

1° Plantes aquatiques. — Dans les plantes aquatiques submergées et fixées au sol (Elodée du Canada, certaines Renon-

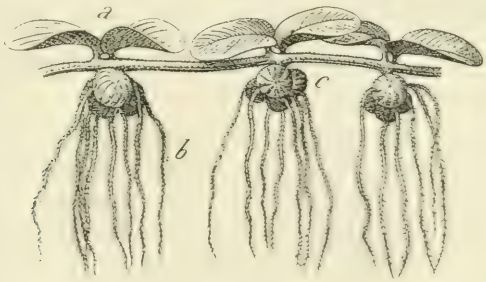


Fig. 671. — Fragment de tige flottante de Salvinie (*Salvinia natans*, Cryptogame vasculaire). — *a*, feuilles flottantes, à limbe ovale; *b*, feuille submergée, absorbante, réduite à un faisceau de nervures allongées; *c*, diodocarpes, renfermant des microdiodanges et des macrodiodanges et insérés sur la base des feuilles submergées.

cules), l'absorption de l'eau et des substances qu'elle contient en dissolution n'est pas nécessairement exercée seulement par la racine; d'autres membres, les feuilles notamment, peuvent y contribuer.

On a déjà vu (p. 312), par exemple, que les feuilles submergées de la Renoncule d'eau (fig. 436, *b*) se réduisent, sous l'influence du milieu aquatique, à un faisceau de nervures, rappelant au premier abord des racines : ces feuilles laciniées constituent de la sorte de véritables *feuilles absorbantes*.

Quand la plante, dépourvue de racines, est libre et sub-

mergée, comme la Cornille (*Ceratophyllum submersum*), ou flottante, comme la Salvinie (*Salvinia natans* fig. 671), c'est nécessairement par la tige et les feuilles que se fait l'absorption, et elle s'opère avec une activité d'autant plus grande que les membranes superficielles sont moins cutinisées et moins incrustées de principes cireux ou calcaires.

Dans la Salvinie nageante, par exemple, l'absorption se fait essentiellement par la feuille submergée de chaque verticille, qui est réduite, comme celles de la Renoncule d'eau,

Fig. 672. — Rameau flottant de Potamot perfolié (*Potamogeton perfoliatus*) (réduit de moitié); la plante est incrustée de calcaire.

un faisceau de nervures (fig. 671, *b*) : dans la Cornille, la plante entière y contribue.

Perméabilité des membranes superficielles. — Il suffit d'abandonner à l'air des feuilles fraîches de Naïade (fig. 535), de Potamot (fig. 672), pour les voir rapidement se replier sur elles-mêmes, et blanchir par suite du desséchement de leur revêtement calcaire. Or, plongées dans l'eau par toute leur surface, sauf par leur base qu'on laisse exposée à l'air, ces feuilles reprennent presque aussitôt leur aspect normal : elles sont donc capables d'absorber.

On peut mettre plus rapidement en évidence la perméabilité des membranes superficielles, en plasmolysant le bout d'une feuille aquatique, par immersion dans une solution de nitre au dixième et en laissant ensuite la portion plasmolysée, préalablement lavée, séjourner dans l'eau pure : l'examen microscopique permet de voir le corps protoplasmique, jusque-là contracté en une masse serrée au milieu des cellules (fig. 580, II), se dilater à nouveau par absorption d'eau et reprendre le contact de la paroi (fig. 580, I).

2° Plantes terrestres. — Les jeunes tiges et les feuilles des plantes terrestres peuvent de même absorber l'eau, à moins

que leur épiderme ne soit trop fortement cutinisé (Houx) ou cérifié (Chou).

En sectionnant, par exemple, une branche feuillée jeune de Lilas ou de Marronnier, bifurquée en Y, et en plongeant l'un des rameaux de la bifurcation dans l'eau, en ayant soin de maintenir l'autre exposé à l'air, non seulement les feuilles en voie de croissance du premier restent turgescentes, mais elles empêchent celles de l'autre rameau de se faner, ce qui arriverait vite si la branche restait entièrement exposée à l'air. Les feuilles absorbent donc de l'eau.

Dans les plantes intactes, l'absorption de l'eau par les feuilles qu'une sécheresse prolongée a plus ou moins flétries, s'exerce surtout facilement au niveau des stomates aquifères (fig. 232). C'est par ces organites notamment que les herbes des prairies absorbent l'eau de rosée et conservent leur fraîcheur; car l'épiderme adulte (*tissu cutineux*) n'offre que peu de perméabilité.

CHAPITRE III

CIRCULATION DE L'ALIMENT

Définition. — L'absorption des sucs nourriciers une fois effectuée, comment la *sève brute* est-elle véhiculée depuis la racine jusqu'au lieu d'élaboration, c'est-à-dire jusqu'aux organes verts, où elle doit être transformée en *sève élaborée :* voilà ce qu'il faut maintenant étudier.

La *circulation des gaz*, elle, sera l'objet d'une étude spéciale ultérieure (voy. *Respiration*).

Tandis que la sève brute est toujours *ascendante*, la sève élaborée, considérée à partir des feuilles adultes les plus élevées (fig. 676, F), chemine, soit en direction *montante* (*c*), soit en direction *descendante* (*cc'*), selon qu'elle est destinée au sommet de la tige ou à la portion de ce membre située au-dessous des mêmes feuilles ; par contre, elle est descendante dans toute l'étendue de la racine.

On peut donc dire que, sur la plus grande partie de son parcours, la sève élaborée ou nourricière est *descendante*.

I. — SÈVE MONTANTE

Phases du phénomène. — La *circulation* de la sève brute dans la plante comprend trois phases principales :

1° La traversée de l'écorce et du péricycle de la racine jusqu'aux faisceaux ligneux ;

2° L'ascension de la sève par la cavité des vaisseaux, et aussi, accessoirement, par les parenchymes de la racine et de la tige ;

3° Enfin la diffusion des sucs dans le parenchyme vert des feuilles et des portions jeunes de la tige.

1° Traversée du parenchyme cortico-péricyclique. — Dès après leur pénétration dans les poils absorbants (fig. 673, *k*),

les sucs terrestres, désormais qualifiés de *sève brute*, se répandent par osmose et diffusion, en direction radiale, dans les diverses assises de parenchyme (*b-f*), qui les séparent des faisceaux ligneux, et c'est ensuite dans les vaisseaux de ces derniers (*g-h*) qu'ils continuent leur route.

Au cours de cette pénétration, chaque cellule joue, vis-à-vis de celle qui la précède immédiatement, le même rôle que joue l'assise pilifère vis-à-vis du milieu extérieur.

A mesure que les poils se gorgent de sucs et accroissent leur turgescence intérieure, tendant de la sorte vers l'état d'équilibre (p. 515), les cellules de l'assise sous-jacente, non encore subérifiées, s'en emparent à leur tour par endosmose. De là résulte à tout instant pour les cellules superficielles une diminution de turgescence, marquée par un retour élastique de leur paroi distendue, mais tout aussitôt effacée par une nouvelle absorption de sucs terrestres.

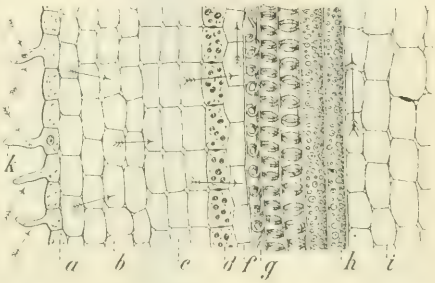


Fig. 673. — Coupe longitudinale radiale d'une moitié de racine jeune. — *a*, assise pilifère ; *k*, poils absorbants ; *b*, écorce externe ; *c*, écorce interne ; *d*, endoderme (on y a figuré des leucites, avec petits grains d'amidon composés) ; *f*, péricycle ; *g-h*, faisceau ligneux ; *g*, vaisseaux spiralés et annelés ; *h*, vaisseaux ponctués ; *i*, moelle. Les flèches indiquent la marche suivie par la sève.

Pareillement, la troisième série de cellules empêche l'équilibre diffusif de se réaliser dans la seconde, et ainsi de suite jusqu'au cylindre central, où le départ des liquides par les vaisseaux ligneux, à son tour, assure la continuité du phénomène dans l'écorce.

2° Ascension de la sève par les vaisseaux. — *a* Pour montrer que l'ascension de la sève brute se fait essentiellement par les vaisseaux du bois, il suffit de plonger dans une solution de fuchsine ou de bleu de méthylène des plantules de germination (Lupin, Haricot...), dont la racine a été préalablement sectionnée, ou même des plantules intactes (p. 525).

Pour peu que la vaporisation de l'eau dans les feuilles soit active, le liquide coloré s'élève dans la plante, en se fixant fortement sur les tissus qui le conduisent, si bien qu'au bout de quelques heures, les nervures de la feuille appa-

raissent faiblement en rouge, par transparence, sur le fond vert de l'organe.

Or, l'examen de la section transversale de la tige montre alors que, seuls, les faisceaux ligneux, au nombre de quatre dans l'hypocotyle du Lupin, se sont colorés, à l'exclusion du parenchyme cortical ou central et des faisceaux libériens. Ce n'est qu'à la longue que le parenchyme donne passage en partie au colorant, la voie directe restant d'ailleurs toujours celle des vaisseaux.

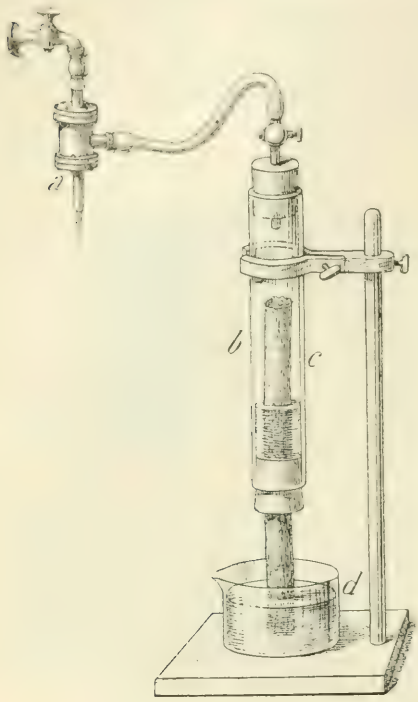


Fig. 674. — *a*, trompe à eau pour injecter de fuchsine la branche (*b*) de Marronnier ; celle-ci, fixée exactement dans le verre de lampe (*c*) par un bouchon en caoutchouc, plonge par sa base dans la solution de fuchsine (*d*). Le liquide aspiré par la trompe s'écoule du sommet de la tige et s'accumule, à peu près décoloré, dans le tube. *Le bois seul est coloré.*

b) Si l'on opère, non plus avec une petite plantule, mais avec un tronçon de tige, feuillée ou non, on provoque plus rapidement la pénétration du liquide coloré au moyen du vide de la *trompe à eau* (fig. 674, *a*).

La tige, nettement sectionnée, est introduite dans le tube de verre (*b*), au travers d'un bouchon de caoutchouc, qui l'enserre exactement ; son extrémité libre plonge dans une dissolution de fuchsine (*d*). Le tube est d'autre part raccordé à la trompe.

Dès que l'appareil est mis en marche et que l'air du récipient se raréfie, des gouttelettes incolores de sève, entremêlées de bulles d'air, s'échappent de la surface de section du bois ; cette aspiration, créée par le vide, remplace ici, mais avec plus de force, la transpiration qui s'exerce dans les feuilles de la plante intacte. Au bout de quelques minutes, le

liquide coloré commence à apparaître à l'extrémité supérieure du bois : à ce moment, la section longitudinale de la tige ne montre à l'œil nu que quelques filets ligneux injectés de rouge : ces filets correspondent surtout, comme le montre l'examen anatomique, aux régions à vaisseaux ouverts, c'est-à-dire aux voies les plus directes.

Il faut d'ordinaire plusieurs heures pour que la pénétration du liquide soit effectuée dans toute la masse du bois : les bandes moins colorées, qui subsistent encore sur la tranche longitudinale, correspondent alors aux zones ligneuses riches en fibres et en parenchyme.

Ni le liber, ni l'écorce, ni la moelle (Sureau, Robinier, Marronnier...), n'offrent trace d'imprégnation, sauf au voisinage immédiat de l'extrémité qui plonge dans le colorant.

On voit ainsi que l'*ascension de la sève se fait par le bois*, et spécialement par ses vaisseaux : une décortication annulaire (fig. 684) ne la gêne en rien.

Il suffit du reste de sectionner une tige de Courge ou de Vigne, au printemps, puis d'essuyer la tranche avec du papier buvard, pour voir perler les gouttelettes de sève au niveau du bois, et surtout par l'orifice des vaisseaux les plus larges : ces derniers, dans ces plantes, sont visibles à l'œil nu (fig. 363, *c*).

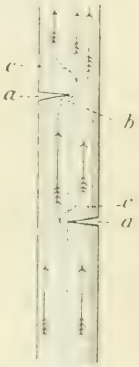


Fig. 675. — *a* entailles opposées, pratiquées chacune jusqu'à l'axe de la tige ; *b*, *c*, courants obliques de sève, rejoignant les courants longitudinaux normaux, figurés par les flèches.

Rôle accessoire des parenchymes. — Pour prouver que les parenchymes peuvent intervenir dans la circulation de la sève ascendante, on pratique sur un rameau de plante ligneuse, à deux niveaux différents, deux encoches opposées (fig. 675, *a*), dépassant ou tout au moins atteignant chacune, en profondeur, la moitié de l'épaisseur du rameau : dans ces conditions, les vaisseaux du bois sont évidemment tous interrompus. Or, le rameau ne se fane pas, ce qui implique une propagation latérale (*b*) de la sève, notamment par le parenchyme médullaire au niveau des encoches.

Toutefois, l'ascension de la sève est sensiblement entravée dans les parenchymes, à cause du grand nombre de cloisons à traverser, comme le prouve d'ailleurs la diminution du poids d'eau transpirée : il n'y a exception que pour les plantes, comme les Conifères, où les vaisseaux sont tous fermés (fig. 680 et 281) et où, par suite, le bois équivaut à un parenchyme, pour ce qui est des cloisons à franchir. Aussi, pour peu que le trajet oblique, imposé à la sève par la disposition même des encoches, s'allonge, le rameau se flétrit : par exemple, avec quatre encoches dispo-

sées en spirale autour de la tige, suivant la divergence $\frac{1}{4}$, il est exceptionnel (Seringat) qu'un rameau continue à végéter.

La sève monte par la cavité vasculaire. — L'ascension des sucs nourriciers s'effectue essentiellement par la cavité même des vaisseaux, et très accessoirement par imbibition, le long de leurs parois épaissies et ligniliées. C'est ce que prouve l'essai suivant.

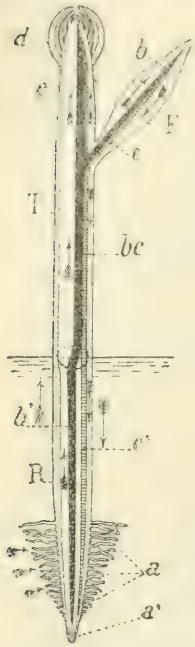


Fig. 676. — Figure schématique d'une plante vasculaire, montrant la circulation des sèves (suivre les flèches). — F, feuille. — T, tige. — R, racine. — *a*, région pilifère; *a'*, coiffe; *b'*, faisceau ligneux; *c'*, faisceau libérien, alterne avec le précédent; *bc*, faisceau libéroligneux de la tige, se prolongeant dans la feuille; *e*, portion supérieure de la tige, sans feuilles épanouies, avec deux courants de sève montants dans le faisceau libéroligneux; *d*, bourgeon terminal.

On coupe un rameau feuillé sous l'eau, à la température de 30 degrés, et on le plonge aussitôt dans du beurre de cacao, fondu à 25 degrés : la transpiration des feuilles provoque l'ascension du corps gras dans la cavité des vaisseaux sur un parcours de quelques millimètres ; par refroidissement, le beurre de cacao se solidifie. On rafraîchit ensuite la section, et on plonge le rameau dans l'eau, en même temps qu'un rameau témoin non injecté : or, le premier ne tarde pas à se faner ; il n'y a donc pas eu pénétration d'eau.

On peut objecter que le beurre de cacao a imprégné et imperméabilisé la paroi même des vaisseaux ; mais on arrive au même résultat avec la gélatine, qui cependant se dissout au niveau de la tranche.

En conséquence, les vaisseaux qui, avec l'âge, s'obstruent de thylles (Robinier, fig. 285, *a*), ou de substances gommeuses (Ailante), résineuses (Sapin), ou tanniques (Poirier), etc., ne contribuent plus à la circulation ascendante de la sève. Le bois correspondant n'a plus d'autre rôle que celui de soutien, et ce sont les couches ligneuses les plus jeunes, c'est-à-dire les plus extérieures, qui seules assurent la montée de la sève brute vers les feuilles.

Parfois, la fonction conductrice est nécessairement localisée

dans le bois périphérique, par suite de la destruction du bois ancien, comme il arrive dans les vieux Saules, où la couche ligneuse active ne forme plus qu'une mince rondelle, cependant suffisante à l'alimentation des pousses terminales.

En règle générale, dans les arbres à bois dur (Chêne), c'est l'aubier seul qui donne passage à la sève ascendante ; dans les arbres à bois blanc (Tilleul), la conduction peut, au contraire, s'effectuer par toute l'étendue du corps ligneux.

Osmose transversale par la paroi des vaisseaux. — Si la sève ne s'élève pas d'une manière sensible par imbibition le long même de la paroi vasculaire, par contre, elle peut *en sortir par diffusion à tous les niveaux*, pour se répandre dans les tissus environnants, notamment dans les parenchymes (fig. 679, *f*), qui y puisent, grâce à leur force osmotique propre, divers matériaux assimilables. A cet égard, les portions amincies des vaisseaux (ponctuations, fig. 364, *g*) jouent évidemment le rôle prépondérant.

Inversement, c'est par ces mêmes plages minces que certains principes organiques des parenchymes *passent dans la sève intravasculaire*, ce qui modifie sa composition, à mesure qu'elle s'élève dans la plante. C'est ainsi que la sève de l'Érable à sucre, du Bouleau, etc., est chargée de saccharose au printemps : ce sucre, jusqu'alors resté en réserve dans les parenchymes de la tige, comme produit d'assimilation de la période végétative antérieure, est utilisé à ce moment pour la croissance de la plante.

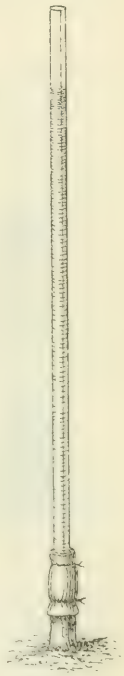


Fig. 677. — Appareil, montrant l'effet de la pression osmotique au niveau des racines : le tube se remplit de sève.

La sève de l'Érable à sucre du Canada est assez riche en saccharose pour pouvoir être convertie en une boisson alcoolique par la fermentation.

Vitesse d'ascension de la sève. — Pour déterminer la vitesse d'ascension de la sève, on arrose la terre d'une plante en pot avec une solution faible d'un *sel de lithine*, le nitrate ou le citrate par exemple, ou bien on plonge dans cette même dissolution la base sectionnée d'un rameau feuillé suffisamment long.

Au bout de quelque temps, on divise la tige en tronçons, dont on étudie le suc au spectroscope, pour y rechercher la raie brillante caractéristique du lithium; on arrive de la sorte à déterminer la hauteur à laquelle s'est élevé le réactif pendant la durée de l'expérience.

Pour le Tabac, il suffit d'une heure pour que la sève absorbée par la racine gagne les feuilles les plus élevées, situées à plus d'un mètre au-dessus du sol; dans la Vigne et l'Hélianthe annuel (Topinambour), la vitesse de circulation est d'environ 60 centimètres par heure, et elle acquiert une valeur double dans la Vigne.

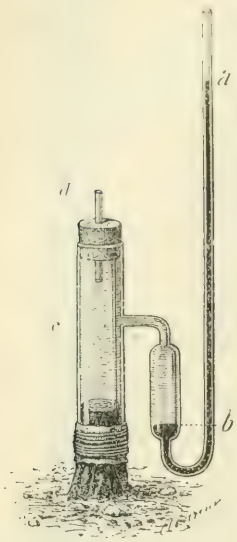


Fig. 678. — Mesure de la pression osmotique d'une racine de Vigne. — *c*, tube de verre rempli d'eau ; *ab*, manomètre ; *b*, niveau intérieur du mercure à la fin de l'expérience ; la hauteur de la colonne *ab* indique la pression osmotique.

La *quantité de liquide absorbée* par certaines plantes peut atteindre un volume considérable. L'Agave commun ou Maguay du Mexique peut donner par jour, au moment de l'entrée en sève, jusqu'à 10 litres d'un liquide sucré fermentescible, cela pendant plusieurs semaines; après quoi, la plante meurt épuisée. C'est d'ordinaire par une excavation creusée au sommet de la tige que l'on provoque l'écoulement de la sève.

Les Cocotiers fournissent de même une sève abondante, après sectionnement du bourgeon terminal du stipe, ou de l'axe du spadice.

Un tronc sectionné de *Musanga Smithii*, Urticée du Congo, d'environ cinquante centimètres de diamètre à la base, a donné 10 litres de liquide en une nuit.

Ces faits témoignent de la poussée osmotique très puissante dont certaines racines sont le siège.

Mécanisme de l'ascension de la sève. — Trois actions interviennent pour élever les sucs terrestres jusqu'aux feuilles les plus élevées et assurer la continuité de ce mouvement.

Ce sont : la *pression osmotique* des racines, l'*attraction capillaire* des vaisseaux, enfin la *transpiration* et la *consommation* des sucs aux feuilles.

1° Pression osmotique. — La pression exercée par l'écorce de la racine sur le cylindre central comprend, d'une part, la force osmotique des poils absorbants (fig. 673, *k*) et des éléments cellulaires sous-jacents, grâce à laquelle les liquides nourriciers sont refoulés avec force vers l'intérieur de l'organe; d'autre part, la tension de turgescence, qui naît de l'accumulation de ces liquides dans les cellules et qui favo-

rise leur passage dans les cellules plus intérieures, où la tension est moindre.

La tension de turgescence est d'autant plus grande que la transpiration aux feuilles est plus atténuée : quand ce dernier phénomène s'exerce à la lumière solaire directe, où il acquiert toute son intensité, la turgescence peut s'annuler, et alors la consommation d'eau aux feuilles en arrive à dépasser l'absorption des sucs terrestres au niveau de la racine.

Démonstration de la pression osmotique. — Pour mettre en évidence la pression osmotique, exercée ainsi de bas en haut par la racine (fig. 677), on sectionne le pivot ou la base de la tige d'un cep de Vigne, d'une Courge, etc., pendant la période de grande activité nutritive, et on entoure la section d'un court manchon de caoutchouc dans lequel passe exactement un tube de verre vertical; on verse un peu d'eau dans ce dernier. La terre étant convenablement arrosée, on voit le niveau du liquide s'élever peu à peu dans le tube, très activement dans la Vigne.

Si, avant l'expérience, la plante se trouvait soumise à une transpiration très forte, et si en outre la terre est relativement sèche, on constate, au début de l'expérience, un abaissement de niveau de la colonne d'eau, parce que les tissus s'en imbibent tout d'abord; et si, au lieu d'eau, on verse dans le tube un peu de mercure, les vaisseaux s'en injectent sur une certaine longueur.

Mesure de la pression osmotique. — Pour mesurer la pression à un niveau donné, on adapte à la section de la tige ou de la racine un tube court, communiquant latéralement avec un manomètre à air libre (fig. 678).

Après avoir rempli d'eau le tube de verre *c*, on ferme en *d*, en s'arrangeant de manière que les deux niveaux du mercure soient sensiblement dans un même plan horizontal, à hauteur de la section. On voit alors le mercure monter peu à peu dans la branche libre du manomètre, et la différence de niveau définitive des surfaces du mercure dans les deux branches donne sensiblement la pression de la sève au niveau de la section.

Remarquons que cette pression n'est pas exclusivement attribuable aux actions osmotiques, qui s'accomplissent dans les parenchymes de la région absorbante; une partie, faible il est vrai, en revient à l'attraction capillaire, exercée sur la sève par les vaisseaux du bois.

La pression osmotique des racines, ordinairement bien inférieure à une atmosphère dans les plantes herbacées, peut acquérir une valeur relativement considérable dans certaines espèces ligneuses.

Dans la Vigne notamment, elle fait parfois équilibre à plus

d'une atmosphère, c'est-à-dire que, dans un tube rectiligne étroit (fig. 678), la sève s'élèverait à environ 10 mètres au-dessus de la section. On voit donc qu'à elle seule, dans le cas où la tige feuillée n'a que quelques mètres de hauteur, cette pression osmotique, même plus faible encore, suffit largement à élever la sève jusqu'aux feuilles culminantes.

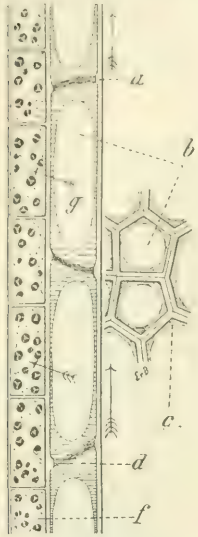


Fig. 679. — Circulation de la sève ascendante (figure demi-schématique). — *a*, vaisseau ouvert, avec cloisons représentées par un bourrelet circulaire ; *b*, cellules vasculaires (à droite, section transversale de deux vaisseaux), avec bulle d'air *g*, entourée de sève ; *c*, lame ou fil d'eau plus épais des angles ; *d*, index de sève, séparés par les bulles d'air ; *f*, parenchyme médullaire, adjacent, avec grains d'amidon composés dans leurs leucites.

2° Attraction capillaire des vaisseaux ; rôle de la transpiration. — *a) Cas des vaisseaux ouverts.* — En ce qui concerne maintenant l'action propre des vaisseaux dans l'ascension de la sève, considérons un vaisseau de forme moyenne, ni entièrement ouvert, ni entièrement fermé, un de ces vaisseaux dont les cloisons transverses subsistent sous la forme de simples *diaphragmes, perforés au centre* (fig. 679, *a*).

La colonne d'eau, qui remplit ce vaisseau (fig. 679, *d*), est d'ordinaire parsemée de bulles d'air (*g*), provenant de ce que la transpiration aux feuilles, lorsqu'elle devient très intense, c'est-à-dire lorsque la plante est exposée au soleil, tend à vider le vaisseau, et par là même provoque le dégagement gazeux. Ces bulles d'air, ainsi incluses dans un tube capillaire, et isolées les unes des autres par des index de sève (*d*), ne sont séparées latéralement de la paroi vasculaire que par une lame de liquide extrêmement mince, qui maintient fortement en place le chapelet de bulles tout entier.

Les diaphragmes, mieux encore les cloisons transverses des vaisseaux fermés (Conifères, fig. 680, I), s'opposent du reste au déplacement des bulles : ils correspondent à l'emplacement des index de sève.

Dans le cas fréquent où le vaisseau est prismatique (fig. 679), la lame d'eau qui entoure latéralement les bulles d'air est toujours plus épaisse le long des arêtes (*c*), que par-

tout ailleurs : elle forme là de véritables *fils d'eau*, qui constituent les voies principales d'ascension, en regard desquelles le reste de la couche liquide n'a qu'une épaisseur négligeable. Si le vaisseau est une trachée (fig. 673, *g'*), les fils d'eau qui raccordent entre eux les index de sève successifs se constituent le long des deux rainures de la spirale d'épaississement.

Notons encore que la pression des bulles d'air incluses dans les vaisseaux va en diminuant de bas en haut.

Mécanisme de l'ascension. — Les choses étant en cet état, l'équilibre de la colonne de sève intravasculaire se trouve rompu, toutes les fois qu'un départ d'eau se produit à la terminaison du vaisseau dans le parenchyme de la feuille (fig. 676, *b*), ce qui a lieu précisément par le fait de la *transpiration*, fonction, comme l'on verra, des plus actives à la lumière.

De ce départ d'eau résulte que l'extrémité du vaisseau se vide ; mais, au fur et à mesure, l'index liquide le plus voisin, soulevé par l'attraction capillaire, vient le remplir, et dès lors le mouvement d'ascension se propage d'index à index, de haut en bas, jusqu'à l'extrémité inférieure du vaisseau. La colonne d'eau tout entière, soutenue à tout instant par l'attraction capillaire et maintenue dans sa continuité, grâce à la cohésion du liquide, se trouve ainsi soulevée en bloc, sans que les bulles changent de place, par le seul fait de la vaporisation d'eau aux feuilles. Par là même se trouve assurée la continuité de l'absorption au niveau de la racine.

D'un index à l'autre, l'ascension se fait surtout le long des angles dièdres de la paroi, dans les fils d'eau qui y sont appliqués (fig. 679, *c*), ou encore, s'il s'agit d'une trachée, le long des deux rainures de la spirale d'épaississement.

Les *bulles d'air interviennent accessoirement* pour favoriser la montée de la sève. En effet, à mesure qu'un index d'eau s'épuise par la transpiration, la bulle d'air immédiatement inférieure se dilate et sa pression diminue : les bulles suivantes se trouvent ainsi amenées à se dilater à leur tour et à refouler le liquide vers le haut, cela de proche en proche jusqu'à la base même du vaisseau. Tout accroissement de température, en provoquant la dilatation des bulles d'air, favorise par là même la poussée du liquide vers le haut, et inversement.

b) *Cas des vaisseaux fermés.* — Les phénomènes s'accomplissent de la même manière dans le cas des *vaisseaux fermés*.

à cette différence près qu'il s'y ajoute l'osmose au travers de leurs nombreuses cloisons transverses.

Une forme spéciale de ce genre de vaisseaux est celle du *bois secondaire des Conifères*, qui est du reste exclusivement formé de vaisseaux fermés : les ponctuations, qui établissent les communications osmotiques de cellule à cellule, dans le

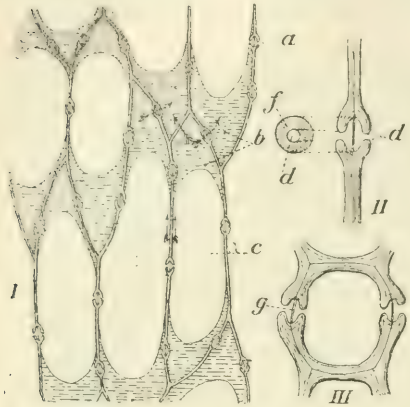


Fig. 680 à 682.

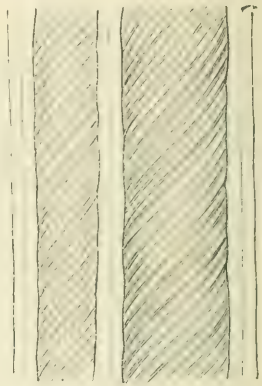


Fig. 683.

Fig. 680 à 682. — I, coupe longitudinale tangentielle schématique du bois du Pin (Conifère) ; *a*, ponctuations aréolées sur les faces longitudinales et sur les cloisons ; *b*, index de sève aux extrémités des vaisseaux (trachéides) ; *c*, bulle d'air, limitée par une lame très mince de liquide. Les flèches indiquent la marche de la sève (Vesque). — II, ponctuation aréolée, de face et de profil ; *d*, ouverture intérieure étroite ; *f*, aréole plus sombre, dont le diamètre est celui de la membrane primaire mince de la ponctuation. — III, section transversale d'un vaisseau ; *g*, membrane primaire de la ponctuation ; le reste, couches d'épaississement, qui ont empiété sur *g*, et par suite rétréci l'ouverture (II, *d*).

Fig. 683. — Vaisseaux du bois de Pin (*Pinus Laricio*), de face, montrant la striation oblique de la paroi lignifiée, due à des épaississements intérieurs.

sens longitudinal comme dans le sens transversal, sont aréolées (fig. 680, *a* et p. 215).

Chaque cellule vasculaire (fig. 680, I), dite encore *trachéide*, à cause de la striation oblique de la paroi (fig. 683), qui rappelle celle des trachées vraies ou vaisseaux spiralés, est occupée au centre par une longue bulle d'air (*c*), et à ses deux extrémités effilées par un index liquide (*b*). Les deux index de chaque cellule sont reliés entre eux essentiellement par les fils d'eau qui longent les angles dièdres de la paroi.

Comme les trachéides d'une même file radiale sont situées sensiblement au même niveau, il en résulte que, dans cha-

cune de ces files, les index contigus forment ensemble une sorte de cordon liquide, qui s'étend radialement dans toute l'épaisseur du bois. Entre les innombrables cordons de sève rayonnants, ainsi constitués, se trouvent placées les bulles d'air, ainsi que les fils liquides de raccordement.

L'ascension de la sève s'effectue ici, à mesure que l'eau disparaît des feuilles par l'effet de la transpiration, le long de ces fils d'eau, grâce à l'attraction capillaire puissante dont ces derniers sont l'objet de la part de la paroi. D'ailleurs, la dilatation des bulles d'air y contribue accessoirement, comme dans le cas précédent.

En constituant dans un tube thermométrique, ouvert à ses deux extrémités, à section transversale elliptique, un chapelet de bulles d'air, séparées les unes des autres par des index d'eau, et en plongeant ensuite la base du tube dans un liquide coloré par la fuchsine, l'autre ouverture étant couverte d'un bouchon de plâtre, on voit nettement, grâce à l'évaporation du liquide à la surface de ce dernier, deux filets rouges s'élever le long des deux rainures latérales du tube, sans pour cela que le chapelet de bulles change de place : ces deux filets d'eau correspondent ici aux fils de sève des angles des vaisseaux.

Résumé. — En somme, et plus spécialement pour les arbres de grande taille, c'est l'attraction capillaire, exercée par les vaisseaux sur la sève, qui constitue la force ascensionnelle principale, grâce à laquelle les sucs terrestres sont transportés jusqu'aux feuilles les plus élevées de la tige.

Mais cette action ne peut intervenir utilement pour produire le mouvement de l'*eau* que dans la mesure où elle y est sollicitée par la transpiration qui s'exerce dans les feuilles. Plus la transpiration est intense, et plus est grande la masse d'eau élevée dans ces derniers organes.

Quant aux *sels dissous* dans l'eau, ils doivent être consommés, c'est-à-dire assimilés, au fur et à mesure qu'ils arrivent dans le parenchyme chlorophyllien des organes verts, sinon l'équilibre diffusif s'établirait pour eux, comme il a été dit plus haut (p. 515), et mettrait fin à leur absorption.

II. — SÈVE ÉLABORÉE

Définition. — A mesure que la sève brute se répand dans le parenchyme vert des feuilles et s'y concentre par le phénomène de la transpiration, les sels minéraux qu'elle renferme (nitrates, phosphates...) s'unissent, grâce à la chlorophylle

et à la radiation solaire, aux produits de l'assimilation de l'anhydride carbonique (voy. *Assimilation*) : en particulier, l'azote et le phosphore salins se trouvent de la sorte incorporés à des composés organiques, notamment des albuminoïdes.

Or, c'est de ce travail complexe de synthèse, accompli par la cellule verte, que résulte en définitive la *sève élaborée*, pourvue non seulement de sels minéraux, mais avant tout de principes organiques, issus de l'assimilation chlorophyllienne, par exemple des sucres, des amides (asparagine).

Cette sève élaborée ou *sève plastique*, de consistance épaisse, est destinée à l'alimentation de la plante entière. Elle se rend aux divers membres par les tubes criblés des faisceaux libériens (fig. 676, *c c'* et fig. 686, *f*), dont le suc est en effet fortement chargé de principes organiques (p. 207).

Les faisceaux libéroligneux de la tige et de la feuille sont donc parcourus chacun par un double courant inverse de sève (fig. 686); dans la racine, ces mêmes courants cheminent isolément (fig. 676, *b'*, *c'*), à cause de l'alternance des faisceaux ligneux et libériens.

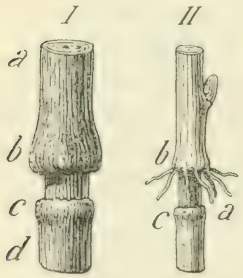


Fig. 684 et 685. — I, décortication annulaire pratiquée sur une branche de Vigne ; *a*, extrémité supérieure, plus épaisse; *d*, extrémité inférieure; *b*, lèvre supérieure très accrue ; *c*, lèvre inférieure peu accrue. — II, décortication annulaire d'un rameau de Saule; *b*, lèvre supérieure renflée, avec racines adventives (*a*); *c*, lèvre inférieure peu accrue.

La sève élaborée circule essentiellement en direction descendante. Elle est ascendante dans les foyers végétatifs de la tige (bourgeons terminaux, fig. 676, *e*), qui, non encore pourvus de corps chlorophylliens bien constitués, ne peuvent, à cet âge précoce, organiser directement l'aliment minéral.

Faits relatifs à la circulation de la sève élaborée. — La circulation de la sève élaborée par les tubes criblés du liber, et accessoirement par le parenchyme cortical, est attestée par les effets des *décortications annulaires*.

Effets des décortications annulaires. — 1° On sait que dans les boutures, les racines adventives se forment d'ordinaire au voisinage immédiat de la section.

Or, si, à petite distance de cette dernière, on procède à une

décortication annulaire, portant à la fois sur l'écorce et le liber (fig. 684, II), les racines (*a*) prennent naissance immédiatement au-dessus de la plaie, excepté toutefois dans les plantes pourvues de faisceaux criblés périmédullaires (Courge, fig. 360, *f*), faisceaux que la décortication laisse intacts et qui permettent à la sève d'arriver jusqu'à la base même de la bouture.

Si, au contraire, on ménage un lambeau longitudinal d'écorce, pour assurer la continuité des deux parties tout à l'heure isolées, des racines se constituent à l'extrémité inférieure, comme dans le cas ordinaire.

2° Lorsqu'on pratique au printemps une décortication annulaire de quelques centimètres de hauteur sur une branche d'arbre (fig. 684, I), ce qui met à nu, comme précédemment, l'assise génératrice libéroligneuse, on constate que la végétation de cette branche gagne sensiblement en vigueur au-dessus de la décortication (*ab*) ; en outre, les fruits que porte la partie terminale sont plus gros et plus nombreux (Vigne).

Si donc la feuille renferme un produit d'assimilation facile à déceler, et qui se rencontre normalement aussi dans le liber, l'effet de la décortication devra consister à faire disparaître ce produit dans le liber sous-jacent à la décortication.

C'est ce qui a été constaté dans le Pange comestible (*Pangium edule*), plante dont les feuilles élaborent en abondance de l'acide cyanhydrique, que l'on retrouve dans le liber des autres membres. Et en effet, au-dessous des décortications pratiquées sur la feuille ou sur la tige, l'acide cyanhydrique disparaît, tandis qu'il s'accumule dans les tissus situés au-dessus de ces mêmes lésions.

3° Remarquons encore que le bourrelet, par lequel la plaie de décortication tend à se cicatriser, est toujours plus développé à la lèvre supérieure (fig. 684, *b*), ce qui indique un afflux de sève descendante, le long des tissus extérieurs au bois.

On constate de plus un accroissement en diamètre de la tige, sensiblement plus marqué au-dessus de la décortication (fig. 684, *a*), et qui porte à la fois sur le bois et sur les tissus plus extérieurs. Ces derniers (liber, péricycle, écorce) peuvent doubler d'épaisseur, sous l'action de la sève nourricière, qui s'accumule en eux ; même, dans le Prunier, le liber acquiert, au-dessus de la décortication, une épaisseur triple de ce qu'elle reste au-dessous.

Au contraire, lorsqu'on enlève, aussi exactement que possible, et en se basant pour cela sur l'étude anatomique, l'écorce seule d'une tige jusqu'aux fibres péricycliques (Tilleul, Vigne, Sureau), on n'observe pas de différence sensible dans le développement du bois, du liber et de l'écorce, de part et d'autre de la plaie. Toutefois, de l'amidon s'accumule dans l'écorce au-dessus de la lèvre supérieure (comme aussi dans les greffons, p. 471), ce qui atteste de ce côté un afflux de sève.

Bien que la séparation de l'écorce d'avec le liber ne puisse être effectuée avec toute la précision désirable, à cause de la liaison étroite de ces deux formations, les faits précédents

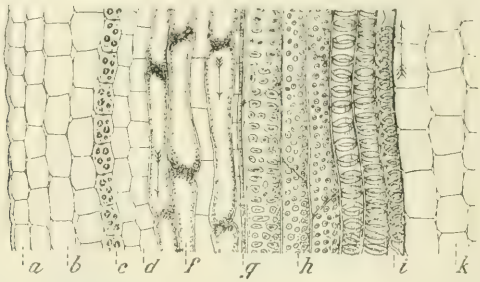


Fig. 686. — Coupe longitudinale d'une tige primaire. — *a*, épiderme ; *b*, écorce ; *c*, endoderme (les leucites amylifères y ont été figurés) ; *d*, péricycle ; *f*, tubes criblés avec sève descendante et parenchyme du liber ; *g*, zone génératrice libéroligneuse ; *h*, vaisseaux ponctués et *i*, vaisseaux spiralés et annelés du faisceau ligneux, avec sève ascendante ; *k*, moelle.

n'en permettent pas moins de conclure que la sève plastique descend essentiellement par le liber.

Une autre conséquence de la décortication annulaire est de faire disparaître l'amidon du parenchyme médullaire, au niveau où elle est pratiquée, ce qui semble indiquer que la production de l'amidon est alimentée normalement par les sucs *exosmosés des tubes criblés*, au même niveau.

4° La *marche ascendante de la sève élaborée vers les points végétatifs terminaux de la tige* (fig. 676, *e*) est prouvée par l'expérience suivante.

On détache un anneau cortico-libérien, à petite distance du bourgeon terminal d'une jeune branche, avant l'éclosion des feuilles : or, ce bourgeon se flétrit, tandis que ceux placés au-dessous de la décortication (bourgeons axillaires) se développent normalement.

5° Pour ce qui est enfin des éléments du liber, tubes criblés ou parenchyme libérien, spécialement destinés au transport de la sève plastique, la forme même des cellules des tubes criblés (fig. 686, *f*), toujours allongées suivant l'axe de la tige et de la racine, puis les perforations de leurs cloisons transverses, enfin l'abondance des principes organiques accumulés dans leur suc, tout désigne les tubes criblés comme les éléments conducteurs essentiels de la sève élaborée.

Des cellules criblées, à suc épaissi et à protoplasme pariétal pourvu d'un gros noyau, notablement plus larges que les cellules voisines, se rencontrent parfois dans la zone péricyclique (Sensitive : diverses Papilionacées, fig. 152, *b*). Dans la Sensitive, ces cellules, qui sont peut-être conductrices comme les tubes criblés, servent essentiellement à propager les excitations appliquées localement à la feuille, ce qui entraîne le passage de l'organe entier à l'état de sommeil (voy. *Mouvements*).

La répartition du contenu des tubes criblés fournit quelques indications qui corroborent la conclusion précédente, relativement à leur rôle conducteur.

Les granules amylacés, par exemple, et surtout les globules albuminoïdes que renferme fréquemment le protoplasme, s'amassent d'ordinaire sur la face supérieure des cribles (fig. 270, III), à moins qu'il ne s'agisse de l'extrémité supérieure d'un rameau, qui, elle, reçoit la sève plastique de bas en haut : dans ce dernier cas, l'accumulation des corpuscules figurés s'effectue sur la face inférieure des cribles.

Ainsi, dans une tige feuillée adulte de Framboisier, les amas de globules sont régulièrement localisés au-dessus des cribles, tandis qu'on les trouve bien au-dessous dans une pousse jeune.

Résumé. — De tout ce qui précède, on peut conclure que la sève élaborée, représentée par une dissolution épaisse de principes albuminoïdes et hydrocarbonés, chemine essentiellement par les tubes criblés, et très accessoirement par le parenchyme libérien, péricyclique et cortical.

Quant aux granules amylacés inclus dans les tubes, ils ne se propagent jamais tels quels par les cribles transversaux ou longitudinaux, mais toujours à la suite d'une transformation préalable en glucose, forme sous laquelle ils se diffusent dans le parenchyme libérien, dans la moelle, etc., pour y être assimilés, et, s'il y a lieu, convertis à nouveau en amidon.

Mécanisme de la circulation de la sève élaborée. — La circulation libérienne des sucs plastiques, élaborés par les

feuilles, est provoquée essentiellement par l'attraction osmotique qu'éprouvent ces sucs de la part du contenu protoplasmique propre des tubes criblés; d'autre part, la continuité du phénomène est assurée par la consommation des principes plastiques aux lieux d'emploi (foyers de croissance... .

a L'*attraction osmotique*, qui s'exerce de cellule à cellule, le long des tubes criblés, est ici comparable à celle dont le parenchyme de la racine est le siège au niveau de la région absorbante : le passage des sucs s'y effectue, soit au travers des perforations (cribles ouverts), soit par diffusion au travers de la paroi (cribles fermés).

Aussi, lorsqu'avec l'âge les tubes criblés perdent leur revêtement protoplasmique, et avec lui leur pouvoir osmotique, leur contenu devient-il beaucoup plus aqueux, au lieu de rester épaissi par les principes assimilables issus des feuilles, comme celui des tubes encore actifs.

b Mais cette attraction osmotique ne peut s'exercer utilement pour entretenir le courant de sève élaborée que dans la mesure où cette sève est *consommée*, c'est-à-dire assimilée par la plante.

Cette consommation, surtout active aux foyers de croissance, c'est-à-dire au niveau des *cellules initiales* de la racine, de la tige et des feuilles, ainsi que des *assises génératrices secondaires*, établit une sorte de succion, qui assure l'arrivée ininterrompue, dans ces foyers, de nouveaux sucs nourriciers. Cet afflux appauvrit d'autant les tubes criblés et leur permet à leur tour d'en emprunter une nouvelle provision aux feuilles, où ils sont engendrés.

Selon toute probabilité, les principes plastiques de la sève élaborée, qui traversent les parois longitudinales des tubes criblés aux divers niveaux de la plante, se rendent dans les parenchymes correspondants en quantité d'autant moindre que la chlorophylle y est plus abondante. Par exemple, la sève élaborée affluera plus activement dans la moelle de la tige, à peu près incolore, que dans l'écorce, qui est verte, et plus encore dans les parenchymes de la racine; car ces derniers, manquant de chlorophylle, se trouvent dans l'impossibilité d'assimiler le carbone de l'anhydride carbonique, élément fondamental des principes organiques de la sève élaborée.

CHAPITRE IV

TRANSPIRATION ET SUDATION

Définition. — Par toutes ses surfaces perméables directement exposées au contact de l'atmosphère, la plante exhale de la vapeur d'eau : cette exhalation, dont l'intensité est étroitement liée à l'état de vie et par là diffère d'une simple évaporation, constitue le phénomène de la *transpiration*.

Elle peut aussi émettre localement de l'eau liquide, tenant en dissolution divers principes : c'est alors la *sudation*.

Etudions successivement ces deux phénomènes.

I. — Transpiration

Siège de la transpiration. — En raison de leur grande surface, les feuilles apparaissent dès l'abord comme les organes essentiels de la transpiration végétale.

Une fois émise par osmose (p. 513) au travers du parenchyme chlorophyllien, dans l'atmosphère des méats environnants (fig. 687, *c*), la vapeur d'eau gagne de proche en proche les stomates (*a*), pour se diffuser ensuite dans l'atmosphère.

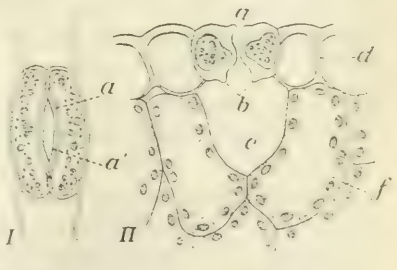


Fig. 687. — Stomate de Jacinthe (*Hyacinthus orientalis*). — I, de face ; *a*, bord supérieur de l'ostiole ; *a'*, bord de la partie la plus rétrécie de l'ostiole entre *a* et *b*. II). — II, coupe transversale ; *a*, *b*, épaississements externe et interne de l'ostiole ; *c*, chambre sous-stomatique ; *d*, épiderme ; *f*, parenchyme vert (gr. : 250) (Strasburger).

La cuticule (fig. 208, *ab*), fort peu perméable, surtout lorsqu'elle est imprégnée de cire, n'émet qu'une quantité négligeable de vapeur : il en est de même du liège qui couvre la tige adulte (fig. 492, *b*).

Quant à la racine, l'humidité du sol tend à annuler dans ce membre le dégagement de vapeur d'eau.

C'est la *transpiration* au niveau des feuilles qui *assure la continuité du mouvement ascensionnel de la sève brute*, dans le bois de la racine et de la tige (fig. 693). Plus l'émission de vapeur est active, plus la plante s'enrichit en sels minéraux terrestres, à condition que ces derniers soient au fur et à mesure assimilés (p. 515). Le phénomène de la transpiration, en apparence secondaire, apparaît ainsi comme fondamental dans la vie de la plante.

Fig. 688. — Plante en pot vernissé, préparé pour la mesure de la transpiration par pesée. — *a*, couvercle de plomb, couvrant exactement la terre et muni d'un bouchon, permettant l'arrosage.

Intensité de la transpiration. — Pour déterminer approximativement la quantité d'eau transpirée par une plante ou portion de plante, dans des conditions déterminées d'éclairement et de température, on emploie l'un des procédés suivants.

1° S'il s'agit d'une plante en pot (Tabac, Hélianthe tubéreux ou *Topinambour*, Maïs), on vernit la surface libre du pot et on recouvre la terre d'un disque de plomb (fig. 688), qui ne donne passage qu'à la tige; on ménage aussi dans le disque un orifice, qui permette d'arroser la plante au moment voulu. Dans ces conditions, la tige feuillée seule peut vaporiser de l'eau.

En pesant ensuite le pot à intervalles déterminés, on obtient chaque fois, par différence, le poids exact d'eau transpirée par la tige et les feuilles pendant le temps correspondant.

On trouve ainsi qu'un plant de Topinambour, par exemple, transpire un demi-litre d'eau, et plus, pendant une journée en plein soleil.

La transpiration est *beaucoup plus intense au soleil qu'à l'ombre*, et surtout qu'à l'obscurité. C'est qu'en effet les radiations lumineuses absorbées par la chlorophylle, et notamment les rayons rouges (p. 67), interviennent ici pour donner au phénomène toute son énergie.

A égalité de surface et dans les mêmes conditions am-

biantes. l'émission de vapeur atteint son maximum dans les feuilles des plantes herbacées, notamment dans celles qui sont pourvues de stomates sur les deux faces de la feuille : elle est sensiblement plus faible dans les feuilles coriaces, surtout celles à cuticule épaisse (Houx, fig. 208, *a*), ainsi que dans les espèces à feuilles charnues (Cactées).

A l'état jeune, la feuille transpire proportionnellement moins qu'à l'état de complet développement.

2° Lorsqu'on opère seulement avec une feuille ou un rameau feuillé, on se sert d'un tube en U (fig. 689), dont l'une des branches, élargie supérieurement, porte la plante, tandis que l'autre se prolonge horizontalement par un tube étroit, terminé en pointe fine et situé au même niveau que l'ouverture élargie ; le tube horizontal peut être gradué en parties d'égal volume et il est raccordé à la branche étroite du tube en U par une soudure, mieux par une tubulure métallique.

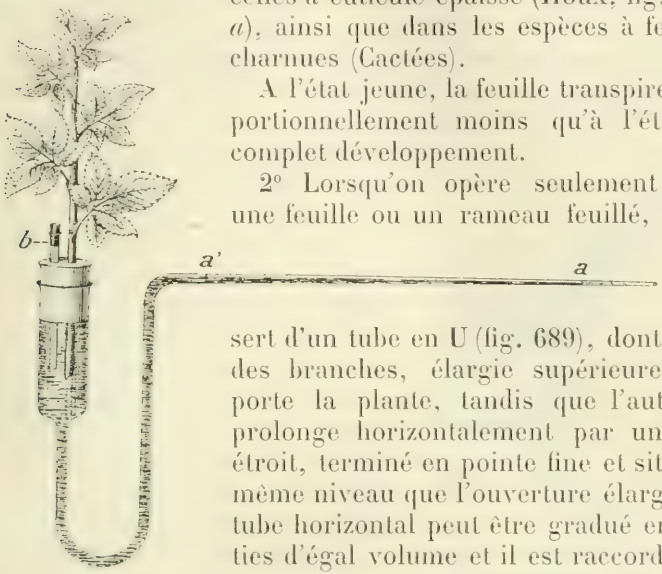


Fig. 689. — Démonstration de la transpiration. — Le tube étant rempli d'eau rougie et le rameau feuillé en place, on peut, s'il est nécessaire, verser encore du liquide par l'ouverture du bouchon de caoutchouc, que ferme la tige *b* ; *a*, extrémité de la colonne liquide au début ; *a'*, après quelques minutes au soleil ; *aa'*, quantité d'eau transpirée.

L'appareil étant rempli d'eau et le bouchon de caoutchouc, traversé par le rameau feuillé, exactement mis en place, on amène le niveau de l'eau à l'origine de la graduation (*a*), en enfonçant plus ou moins la tubulure métallique.

Le recul de la colonne liquide, que l'on peut colorer légèrement de fuchsine, de bleu de méthylène, etc., pour mieux en suivre les déplacements, permet de mesurer exactement la quantité d'eau transpirée pendant le temps de l'expérience.

Il va de soi que l'ouverture du tube horizontal est assez étroite pour que l'évaporation pure et simple du liquide de ce côté soit négligeable.

Avec ce dispositif, quelques heures suffisent à une petite branche feuillée de Marronnier, exposée au soleil, pour

vaporiser une vingtaine de grammes d'eau; en quelques minutes, le niveau passe de *a* en *a'*.

Ce résultat donne une idée de l'énorme quantité d'eau, déversée ainsi en vapeur dans l'atmosphère par les arbres très feuillus, et surtout par les herbes, comme les Graminées, chez lesquelles la transpiration s'effectue activement, non seulement par les feuilles, mais encore par la tige.

3° Un troisième dispositif, destiné à rendre sensible la transpiration, plutôt qu'à la mesurer, consiste en un ballon, de forme appropriée, dans lequel on introduit une branche feuillée sans la détacher de la plante (fig. 690), ou encore un fruit (gousse verte de Haricot); après quoi, on ferme le goulot.

Fig. 690. — Démonstration de la transpiration, par condensation de la vapeur.

Au soleil, la vapeur émise se condense au fur et à mesure sur la paroi du ballon, parce que la température du verre est inférieure à celle de la plante : cette dernière absorbe, en effet, grâce à la chlorophylle, des radiations rouges, qui sont très calorifiques, et il en résulte une distillation incessante d'eau de la plante vers la paroi plus froide.

A l'obscurité, la température de la plante étant sensiblement la même que celle du verre, l'atmosphère du ballon se sature de vapeur et la vaporisation d'eau se trouve arrêtée.

On peut, il est vrai, fixer la vapeur, à mesure qu'elle se dégage, au moyen de chlorure de calcium ou de chaux vive, ce qui provoque, comme au soleil, une aspiration de vapeur vers le réactif, et, par suite, entraîne l'accroissement régulier de la masse d'eau émise.

Quantité d'eau vaporisée. — On a calculé approximativement, pour diverses plantes de grande culture, la masse d'eau transpirée aux diverses périodes de la végétation.

Un plant de Blé, par exemple, déverse dans l'atmosphère au delà d'un litre d'eau pendant les trois mois que dure son développement ; un plant d'Avoine en émet plus du double.

Si l'on compare les quantités d'eau transpirée à la masse correspondante de matière sèche élaborée, on arrive à ce résultat que, dans le Blé, la production d'un kilogramme de matière sèche exige le passage d'environ 250 litres d'eau à travers la plante, ce qui fait, par hectare produisant 5000 kilogrammes de matière sèche, 1250 mètres cubes d'eau.

Rôle des stomates. — C'est essentiellement par l'*ostiole des stomates* (fig. 687, II, *a*) que s'effectue le dégagement de la vapeur d'eau, et accessoirement par les surfaces libres cutinisées de l'épiderme. De la profondeur de l'organe, la vapeur gagne de proche en proche les chambres sous-stomatiques (*c*), grâce aux méats et lacunes du parenchyme.

On prouve de la manière suivante l'influence des stomates.

1° Sur les deux faces d'une feuille, on applique une bande de papier, imprégné de chlorure double de palladium et de fer; ce réactif, incolore ou jaunâtre, quand il est sec, prend une teinte plus foncée, grisâtre, sous l'action de la vapeur d'eau. Or, en étudiant ensuite à la loupe le papier sensible qui a séjourné quelque temps sur la feuille, on constate, par comparaison avec cette dernière, que l'ostiole des stomates s'y est imprimée en sombre.

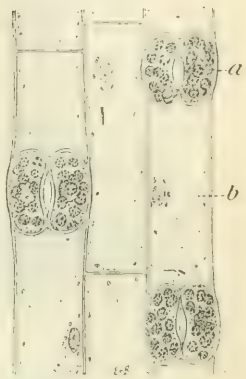


Fig. 691. — Épiderme de feuille de Blé, de face. — *a*, stomate; *b*, cellule épidermique (gr. : 300).

Avec des feuilles qui portent des rangées longitudinales de stomates (fig. 691), comme celles de la plupart des Monocotylédones (Blé, Maïs; Lis, Aspidistre; Iris), les traces foncées, dues à l'émission de vapeur, sont de même disposées en séries parallèles, correspondant aux rangées de stomates.

2° On peut encore disposer entre deux lames de verre des feuilles, aussi larges que possible (Tabac, Platane), encore adhérentes à la plante, ou plongées dans l'eau par leur base, si elles sont isolées, et en outre pourvues de stomates, sinon exclusivement, du moins en grande prédominance à la face inférieure. En exposant ensuite les feuilles au soleil, de manière que les unes présentent à la radiation leur face inférieure stomatifère, les autres leur face supérieure à cuticule continue, on observe que les gouttes d'eau condensées sur le verre sont, à égalité de surface, beaucoup plus abondantes sur les premières, ce qui accuse encore le rôle prédominant des stomates.

3° Dans le dispositif de la figure 692, une feuille est comprise entre les bases accolées de deux cloches, renfermant chacune une coupelle à chlorure de calcium, qui absorbe la vapeur d'eau transpirée.

Par les différences de poids des coupelles, on constate que, dans le Tilleul, par exemple, la transpiration de la face inférieure, seule pourvue de stomates, s'exerce avec une intensité triple de celle de la face supérieure.

Si donc l'on couvre d'une mince couche de gélatine la face inférieure, seule stomatifère, d'une feuille non sectionnée de Houx, de Figuier, elle ne tarde pas à s'altérer, l'arrêt presque complet de la transpiration empêchant la montée de la sève brute ; elle continue, au contraire, à végéter, si l'opération n'est pratiquée que sur la face supérieure.

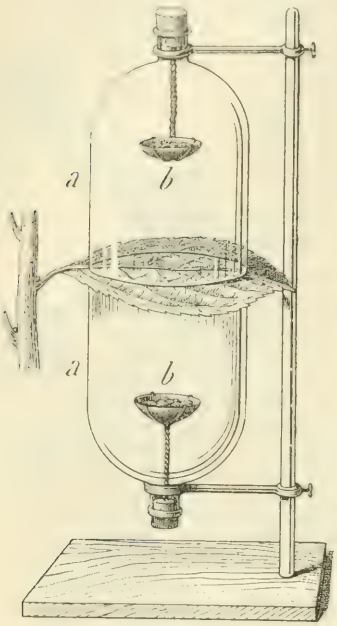


Fig. 692. — Comparaison de la transpiration des deux faces d'une feuille ; *b*, coupelles à chlorure de calcium, fixant la vapeur d'eau émise (Garreau).

Dans les plantes d'appartement, c'est en partie à l'obstruction des stomates par les poussières qu'est dû l'affaiblissement de leur végétation, ce qui rend difficile leur conservation prolongée.

Influence de la lumière et de la chaleur sur la transpiration. — De tous les agents extérieurs, la *lumière* est celui dont l'effet est le plus remarquable sur la transpiration : dans les plantes vertes, elle exalte le phénomène au point de décupler, et même de centupler la masse d'eau vaporisée.

La transpiration augmente aussi avec la température, jusqu'à une température maximum, au delà de laquelle la plante commence à souffrir, puis succombe.

C'est à *l'absorption des radiations rouges, bleues et violettes*, par la chlorophylle (p. 67), que l'émission de vapeur doit d'être si fortement accrue. Les radiations rouges et orangées, en effet, sont non seulement lumineuses, mais encore fortement calorifiques : il est donc tout naturel que leur fixation par la chlorophylle, en échauffant le suc cellulaire, active la vaporisation de l'eau. Mais il y a lieu de penser que ces

mêmes radiations, débarrassées de leurs éléments calorifiques et réduites ainsi à leur portion purement lumineuse, exercent aussi une action stimulante sur la transpiration, à en juger par l'action très intense des radiations bleues et violettes, qui, elles, ne sont pas calorifiques.

Par la méthode des écrans colorés (p. 78), on a reconnu, en effet, que l'influence des radiations lumineuses les plus réfrangibles sur la vaporisation de l'eau est au moins aussi puissante que celle des radiations rouges et orangées. Par contre, l'action des rayons jaunes, qui ne sont que médiocrement absorbés, est négligeable, et celle des rayons verts, qui ne sont pas absorbés du tout, est nulle. En d'autres termes, l'influence des radiations sur la vaporisation de l'eau est proportionnelle à l'intensité de leur absorption par la chlorophylle.

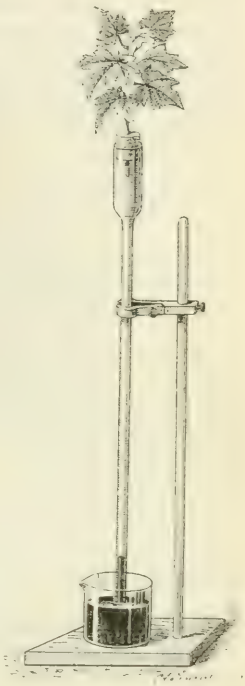


Fig. 693. — Démonstration de l'appel de liquide, provoqué par la transpiration : le mercure, primitivement au même niveau dans le tube plein d'eau et dans la cuvette, s'élève dans le tube au soleil.

Pour bien montrer la grande influence de la radiation solaire, il suffit de comparer les quantités de vapeur émises : 1° par une feuille *verte* ou une feuille *étiolée*, placée à l'obscurité ; 2° par cette même feuille, *étiolée*, placée au soleil ; 3° enfin par cette même feuille, *verte*, insolée.

Or, le passage de la feuille étiolée de l'obscurité à la lumière solaire directe accélère déjà sensiblement la transpiration, par échauffement, puisque la fonction peut par exemple doubler de valeur : mais l'exhalation de vapeur devient incomparablement plus grande, quand la feuille insolée est verte.

Ainsi, pour le Blé, la transpiration de la feuille étant 1 à l'obscurité, elle devient 2,5 au soleil, pour une feuille étiolée, et environ 100, pour une feuille verte, à égalité de surface.

Cette influence accélératrice de la chlorophylle a conduit à distinguer dans la transpiration deux phénomènes distincts : 1° la *transpiration proprement dite*, qui, chez les

plantes vertes, s'exerce seule à l'obscurité, et d'une manière continue chez toutes les plantes sans chlorophylle (Champignons.... : cette fonction générale appartient au protoplasme incolore; 2° la *transpiration chlorophyllienne* ou *chlorovaporisation*, spéciale aux organes verts soumis à l'action de la lumière, et résultant simplement de l'absorption de certaines radiations lumineuses par la chlorophylle : elle ajoute ses effets à ceux de la transpiration proprement dite.

Les feuilles des arbres panachés, notamment celles de l'Erable Négondo (*Acer Negundo*), qui sont les unes entièrement vertes, d'autres entièrement blanches, permettent de comparer dans les meilleures conditions la différence d'intensité des deux transpirations, par exemple au moyen du tube en U précédemment décrit (fig. 689).

Forme des stomates pendant le jour et la nuit. — Ce qui favorise encore l'émission de la vapeur d'eau pendant le jour, c'est la grande largeur de l'ostiole des stomates aérifères. Dans les feuilles jeunes, les stomates sont en effet toujours *ouverts à la lumière*, et fermés pendant la nuit.

Ce n'est qu'avec l'âge que ces organites deviennent indifférents aux alternances d'éclairement et d'obscurité, surtout dans les feuilles persistantes (Houx, Conifères).

Mécanisme de l'ouverture et de la fermeture des stomates. — L'ouverture des stomates est une conséquence de l'*accroissement de turgescence* que provoque la lumière dans l'intérieur de leurs cellules.

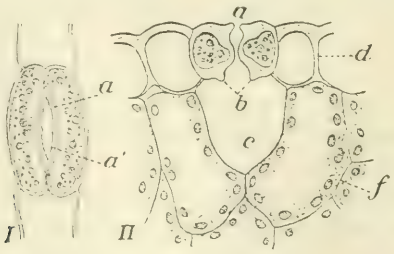


Fig. 694. — Stomate de Jacinthe (*Hyacinthus orientalis*). — I, de face; *a*, bord supérieur de l'ostiole; *a'*, bord de la partie la plus rétrécie de l'ostiole (entre *a* et *b*, II). — II, coupe transversale; *a*, *b*, épaississements externe et interne de l'ostiole; *c*, chambre sous-stomatique; *d*, épiderme; *f*, parenchyme vert (gr. : 250) (Strasburger).

On sait que la face externe libre de ces dernières est cutinisée (fig. 694, II, *a*), comme le reste de l'épiderme, et que cette cutinisation s'étend aussi à la paroi de l'ostiole (*ab*), où elle forme même sur chaque cellule stomatique deux arêtes plus fortement épaissies, situées l'une

au bord externe, l'autre au bord interne de l'ostiole. Les autres faces de la paroi restent cellulosiques et relativement minces, et sont par suite plus extensibles que les faces cutinisées.

La forte turgescence, qui caractérise les cellules stomatiques exposées à la lumière et qui résulte de l'accumulation de suc dans leurs vésicules protoplasmiques, entraine une distension des parois cellulaires ; mais, d'après ce qui vient d'être dit, cette distension se produit surtout sur les faces cellulosiques, comme plus souples que les faces cutinisées. Si l'ostiole est à ce moment fermée, la distension élastique de ces faces, qui tendent à devenir convexes, entraine nécessairement

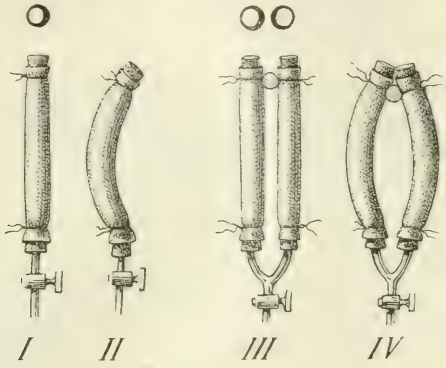


Fig. 695. — Mécanisme de l'ouverture et de la fermeture des stomates. — I, tube en caoutchouc, dont une moitié est beaucoup plus épaisse que l'autre ; en haut, la section. — II, le même, après refoulement d'air par la pompe de compression ; le côté mince devient convexe. — III, deux tubes semblables au précédent, simulant un stomate fermé. — IV, le même après refoulement d'air : le stomate s'ouvre.

une courbure contraire des parois de l'ostiole (fig. 695, II), et par suite l'ouverture du stomate.

Inversement, toute diminution de turgescence des cellules stomatiques, occasionnant le retour élastique des parois distendues, détermine le rapprochement des parois de l'ostiole et par suite la fermeture plus ou moins complète du stomate ; cette diminution de turgescence se réalise précisément pendant la nuit, faute d'absorption assez active de liquides terrestres, par suite de la consommation des principes osmosants, ce qui laisse les cellules stomatiques plus ou moins flasques.

Le dispositif de la figure 695 permet de se rendre compte du jeu des cellules stomatiques. Il consiste en deux tubes de caoutchouc (III), beaucoup plus épais du côté intérieur, où ils sont en regard, que du côté externe ; ils sont maintenus en place aux deux extrémités, et l'on peut y refouler à volonté de l'air ou de l'eau. Lorsqu'on comprime l'air intérieur, les parois externes minces deviennent convexes (IV) ; tandis que les portions épaissies, obligées de suivre le mouvement, prennent une forme concave et limitent entre elles une ostiole. Le stomate, tout à l'heure flasque et fermé, est maintenant turgide et ouvert.

Notons toutefois que les cellules stomatiques ne sont pas seules à

accroître leur turgescence à la lumière ; les cellules épidermiques adjacentes se comportent comme elles, mais avec moins d'intensité ; car leur contenu protoplasmique est peu abondant, et leur suc pauvre en principes osmosants (sucre), à cause même du manque de chlorophylle.

La largeur de l'ostiole à un moment donné doit donc être considérée comme la résultante de deux actions contraires, savoir, la pression de turgescence des cellules stomatiques, qui est prépondérante, et la pression antagoniste des cellules épidermiques adjacentes.

La nécessité d'un protoplasme abondant pour assurer aux cellules stomatiques insolées une turgescence suffisante explique comment, avec l'âge, les stomates à contenu appauvri et à membrane de plus en plus épaisse gardent une forme invariable, au lieu de s'ouvrir et de se fermer périodiquement comme à l'état jeune.

Relation entre l'intensité de la chlorovaporisation et celle de l'assimilation de l'anhydride carbonique. — Les radiations absorbées par la chlorophylle n'ont pas pour unique effet d'activer l'émission de la vapeur d'eau ; l'énergie qu'elles représentent est destinée avant tout, on le verra plus loin, à assurer l'assimilation de l'anhydride carbonique.

Si donc l'une de ces deux fonctions, chlorovaporisation ou assimilation du carbone, vient à se ralentir ou même à cesser à la lumière, l'autre se trouvera à même d'utiliser une plus grande partie, ou même la totalité, des radiations absorbées, et son intensité s'accroîtra d'autant.

C'est en effet ce qui résulte des expériences suivantes.

1° Quand on *supprime dans la plante verte insolée l'assimilation de l'anhydride carbonique*, par le moyen des anesthésiques, la *chlorovaporisation devient plus active.*

Pour réaliser cette suppression, on dispose un rameau feuillé, exactement fixé dans le bouchon d'un petit récipient rempli d'eau, sous une cloche, dans laquelle on introduit une dose convenable d'éther ou de chloroforme, ainsi que du chlorure de calcium, destiné à absorber la vapeur d'eau transpirée. Un autre rameau, aussi semblable que possible au précédent, est disposé sous une seconde cloche, pourvue aussi de chlorure de calcium, mais sans anesthésique.

L'atmosphère des deux récipients renferme au début la même proportion d'anhydride carbonique, proportion qui doit être assez forte (5 p. 100) pour assurer une assimilation active à la lumière.

On s'assure préalablement que l'anesthésique a entièrement supprimé l'assimilation chlorophyllienne, en procédant à une petite prise de gaz, que l'ont soumet ensuite à l'analyse : elle doit renfermer une proportion plus forte d'anhydride carbonique et une proportion moindre d'oxygène. On s'assure, d'autre part, à la fin de l'expérience, qui dure par exemple deux heures, que l'anesthésique n'a pas tué la plante, en la lavant à grande eau et en la plaçant ensuite sous une cloche dans de l'air pur : l'assimilation chlorophyllienne, caractérisée par une absorp-

tion d'anhydride carbonique et un dégagement d'oxygène, doit reparaître à nouveau, avec ses caractères ordinaires.

Or, l'accroissement de poids du chlorure de calcium est plus considérable dans la cloche à éther que dans l'autre, précisément à cause de la cessation de l'assimilation chlorophyllienne dans la première.

Notons ici qu'à l'obscurité, la transpiration proprement dite d'une plante diminue en présence des anesthésiques. Il en est vraisemblablement de même à la lumière; toutefois, cette dépression, due à l'action propre de l'anesthésique sur le protoplasme incolore, est, dans tous les cas, négligeable, en regard de l'exaltation qui résulte de la chlorovaporisation.

2° Inversement, *tout accroissement d'intensité de l'assimilation chlorophyllienne est corrélatif d'une diminution de la chlorovaporisation.*

Pour cet essai, on peut prendre deux plantules, aussi comparables que possible, dont la racine plonge dans une solution nutritive, en s'arrangeant de manière que cette dernière ne puisse s'évaporer librement. Ces plantules sont placées sous cloche, l'une dans une atmosphère pourvue de 5 à 10 p. 100 d'anhydride carbonique, l'autre dans l'air.

Or, la diminution de poids du récipient est plus grande dans le second cas. Il est vrai que l'anhydride carbonique de l'air ralentit un peu l'émission de vapeur; mais cette action a été reconnue négligeable.

Influence de l'état hygrométrique sur la transpiration. — A mesure que l'état hygrométrique augmente autour de la plante, l'intensité de la transpiration va en diminuant; aussi le renouvellement de l'air par agitation accélère-t-il le phénomène, comme l'évaporation.

a) Quand l'*air est saturé de vapeur*, ce qui exige qu'il y ait *équilibre de température* entre la plante et le milieu ambiant, la *transpiration cesse*. Cette condition est susceptible de se réaliser à l'obscurité, pour les organes adultes; car la calorification respiratoire y est sensiblement nulle. Et en effet, on constate la cessation du phénomène de la transpiration, par pesée, pour une plante en pot, couverte d'une cloche et obscurcie, le pot étant vernissé et entièrement fermé.

b) Il n'en est plus de même quand la *température de la plante s'élève*, que l'échauffement se produise d'ailleurs par calorification propre ou par absorption de radiations chaudes ambiantes. Dans ce cas, en effet, la cloche constitue une paroi froide, et il en résulte une *vaporisation indéfinie d'eau*.

C'est ce qui a lieu, lorsque la plante se trouve directement soumise à l'action de la radiation solaire, surtout dans les organes verts, qui absorbent si énergiquement les radiations rouges. Aussi, en plein soleil, l'eau ruisselle-t-elle sans cesse le long de la cloche, la saturation de l'air intérieur ne pouvant se réaliser, par suite de la différence positive entre la température de la plante et celle de la paroi. Il s'établit là,

en d'autres termes, une simple *distillation* d'eau, du point le plus chaud vers le point le plus froid.

Influence du contenu cellulaire sur la transpiration. — 1° *Substances dissoutes.* — On sait que la tension maximum de la vapeur d'eau, émise par une dissolution acide ou saline,

Fig. 696. — Phyllocactus, plante grasse. — A, C, pousses aplaties et anguleuses, à feuilles rudimentaires, développées à la lumière. — B, pousse dont la partie terminale cylindrique, à entrenœuds plus courts, s'est développée à l'obscurité.

est toujours inférieure à celle de la vapeur émise par l'eau pure à la même température.

Pareillement, les substances dissoutes dans le suc cellulaire exercent un effet retardateur sur la transpiration.

Parmi les substances plus spécialement aptes à retenir l'eau dans la cellule, on remarque les gommes et mucilages, les sucres, les acides organiques et les sels ; les deux premières surtout constituent pour les plantes qui les possèdent de véritables réservoirs d'eau. Aussi les Cactées (Opuntia, Phyllocactus, fig. 696) transpirent-elles moins, à égalité de surface et de poids frais, que les Crassulacées (Sédum, Cras-

sule, autres plantes charnues, pourvues comme elles d'une forte proportion d'acides organiques (acide malique, etc.) et de sels, mais dépourvues de mucilage.

D'autre part, chez les plantes grasses en général, la transpiration est moins active, à poids égal, que chez les plantes ordinaires, étant donné que la cuticule des feuilles offre de part et d'autre sensiblement la même épaisseur.

En déterminant la perte de poids des feuilles successives d'une rosette de Joubarbe (*Sempervivum tectorum*), placées dans une atmosphère limitée en présence de l'acide sulfurique, on constate précisément que les feuilles adultes, les plus actives et les plus riches de toutes en acides et en sels (malates...), émettent moins de vapeur d'eau que les feuilles plus jeunes du sommet de la rosette, ou que les feuilles plus âgées en voie de flétrissement (fig. 697).

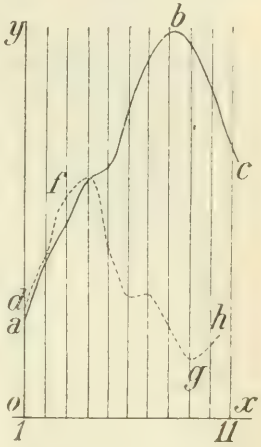


Fig. 697. — *abc*, courbe de la proportion d'acide malique dans les feuilles successives (1 à 11) de la Joubarbe (*Sedum dendroideum*), à partir du sommet de la tige; *dfgh*, courbe des masses d'eau transpirées par ces mêmes feuilles (Aubert).

2° *Protoplasme.* — L'intensité de la transpiration est étroitement liée aussi à l'état particulier d'agrégation du protoplasme vivant, d'où résulte sa plus ou moins grande perméabilité pour l'eau du suc cellulaire.

On a vu plus haut que l'émission de vapeur est retardée, à l'obscurité, en présence des anesthésiques, par suite d'une modification apportée à la substance protoplasmique.

L'influence du protoplasme est encore attestée par ce fait que, dans la plante inerte, la vaporisation d'eau est plus intense que dans la plante vivante.

Dispositions protectrices contre la transpiration. — La plus commune de ces dispositions consiste dans le *grand épaississement de la cuticule* (Houx,...), qui forme à la tige et aux feuilles une enveloppe presque imperméable (fig. 208), d'autant plus que très souvent elle s'avance, au niveau des stomates, en manière de crêtes saillantes, qui en rétrécissent l'ostiole (fig. 694, II, *a*).

Dans diverses plantes des climats chauds et secs, une partie du *parenchyme* de la feuille joue le rôle de *réservoir d'eau*, destiné à alimenter la plante pendant les périodes de

sécheresse. Ce parenchyme aquifère (fig. 207, *cd*) est formé de cellules vivantes incolores, à suc très abondant, plus ou moins chargé de principes mucilagineux, qui retiennent l'eau avec force. Dans le Figuier, le Laurier-Rose (fig. 226, *c*), le Pépéromia, il est représenté par un certain nombre d'assises sous-épidermiques ; dans les feuilles charnues des Aloès (fig. 459, II) et des Agaves, le parenchyme aquifère forme toute la portion centrale incolore du limbe, tandis que le tissu vert assimilateur est localisé dans la couche périphérique (*b*).

II. — Sudation

Stomates aquifères. — La transpiration se complique de sudation, toutes les fois que la pression de turgescence

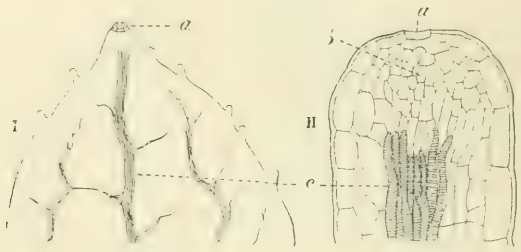


Fig. 698. Fig. 699.

Fig. 698. — Dent grossie d'une feuille de Primevère (*Primula sinensis*). — *a*, stomate aquifère ; *c*, nervure qui y aboutit.

Fig. 699. — Coupe de l'hydatode terminal de la figure précédente. — *a*, stomate aquifère, avec petite chambre sous-stomatique ; *b*, épithème (petites cellules de transfusion) ; *c*, groupe de trachées, terminant la nervure et se dissociant dans l'épithème (De Bary).

dépasse dans la plante une certaine valeur. Le liquide exsudé, formé d'eau et de divers principes dissous, s'échappe alors au dehors, soit par l'ostiole des *stomates aquifères* (fig. 232, *b*), ostiole d'ordinaire largement ouverte (Capucine, divers nectaires), soit par de simples *déchirures*, que peuvent présenter normalement (Blé, fig. 700), ou accidentellement, la feuille et la tige (p. 189), soit enfin directement par une transsudation au travers de la cuticule (certains nectaires).

Les stomates aquifères sont disposés d'ordinaire au bord même des feuilles (fig. 698), par exemple sur les denticulations (Groseiller), et tantôt isolés, tantôt réunis par petits groupes.

Leur chambre sous-stomatique est tantôt vide, tantôt occupée par un parenchyme de petites cellules incolores très aqueuses (fig. 699, *b'*), qui tranchent avec les cellules vertes voisines : à la base de ce parenchyme, qualifié d'*épithème*, aboutit une fine nervure (*c*).

L'exsudation ne s'effectue pas seulement chez les plantes terrestres, mais encore chez les plantes aquatiques submergées, qui n'ont du reste pas d'autre moyen d'éliminer l'excès d'eau qu'elles peuvent avoir absorbé (Elodée, Potamot, Naïade). L'exsudation se fait alors par la cuticule, et par le pore terminal des feuilles, s'il existe (p. 323).

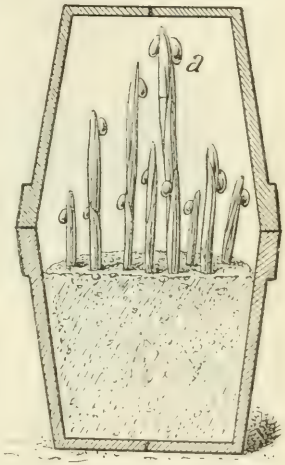


Fig. 700. — Démonstration de la sudation du Blé ou de l'Avoine. — *a*, gouttelette exosmosée au sommet de chaque feuille par la fissure aquifère.

Causes de la sudation. — Les plus importantes sont :

1° La diminution d'intensité de la transpiration, qui donne lieu à la *sudation proprement dite ;*

2° L'accumulation, au point d'émission, de substances très osmotiques (sucres), que l'on retrouve dans le liquide exsudé, lequel n'est autre que le *nectar ;*

3° L'accomplissement d'un phénomène externe de digestion, comme chez les plantes dites carnivores, auquel cas le suc émis est diastasigène et résulte d'une véritable *sécrétion* (v. *Sécrétion*).

1° Sudation proprement dite. — Le soir, après le coucher du soleil, l'émission de vapeur d'eau se trouve brusquement diminuée dans les feuilles : car l'obscurité, en supprimant la chlorovaporisation, réduit le phénomène à la transpiration proprement dite, qui est relativement faible. Mais comme la racine continue à absorber les sucs terrestres, la pression va en croissant à l'intérieur de la plante, et il arrive un moment où la turgescence devient assez forte pour provoquer une exsudation de liquide, soit par les stomates aquifères, soit par d'autres solutions de continuité, comme la déchirure terminale de la feuille du Blé ou du Maïs.

Telle est l'origine des gouttelettes limpides et brillantes.

qui perlent le matin sur les herbes des prairies (Graminées), et qu'il ne faut pas confondre avec les gouttes de rosée, dues simplement à la condensation nocturne de la vapeur d'eau atmosphérique : les premières se trouvent au niveau de l'ostiole béante des stomates aquifères, les autres en des points quelconques. Au soleil levant, ce liquide s'évapore ; mais il est aussi partiellement repris par la feuille.

Pour mettre en évidence la sudation, il suffit de disposer à l'obscurité, sous

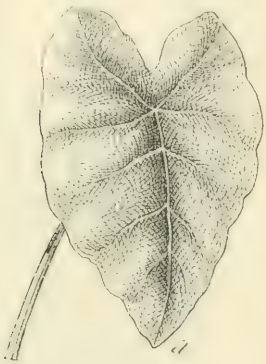


Fig. 701.

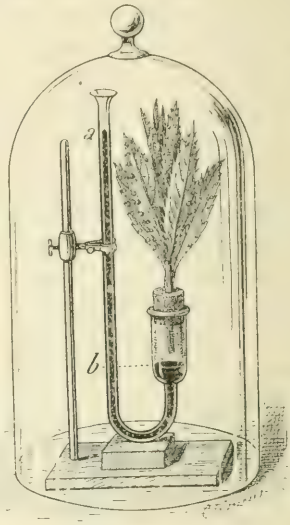


Fig. 702.

Fig. 701. — Feuille de Colocase (0m,30). — *a*, région des stomates aquifères, donnant issue aux gouttelettes d'eau.

Fig. 702. — Démonstration de la sudation. — La pression, exercée par la colonne de mercure *ab*, provoque la sortie d'une gouttelette d'eau à chaque dent de feuille du rameau de Bégonia, un peu en dessus.

cloche, un pot de plantules de Blé, de Seigle ou de Maïs, dont la terre a été préalablement arrosée (fig. 700) ; dans ces conditions, la transpiration cesse, dès que l'air de la cloche est saturé de vapeur.

Or, quelques heures après, on voit une ou deux gouttelettes perler à l'extrémité de la feuille, au niveau d'autant de fissures épidermiques ; ce liquide est déversé là par le petit fascicule de cellules vasculaires, qui aboutit au pourtour du méat sous-jacent à la déchirure (fig. 451, *b*).

Quantité d'eau émise. — Dans quelques plantes herbacées des climats chauds, les stomates aquifères émettent des quantités de liquide relativement considérables pendant la nuit.

La Colocase, par exemple, dont les larges feuilles portent leurs stomates aquifères à la pointe (fig. 701), peut donner, par feuille, jusqu'à 22 grammes de liquide en une nuit ; une feuille d'Amome rejette jusqu'à un verre de liquide. Ces émissions ne renferment qu'une minime proportion de substances minérales et organiques en dissolution. 0,05 p. 100 seulement dans la Colocase : dans cette dernière plante, elles sont presque exclusivement organiques.

Influence de la pression extérieure. — Tout accroissement de pression de la sève ascendante favorise la sudation.

Pour le prouver, on immerge par sa base un rameau feuillé de Capucine, de Balsamine, ou d'Ortie, dans la petite branche d'un tube en U, rempli d'eau (fig. 702). Versant ensuite du mercure dans la branche ouverte, de manière à obtenir une différence de niveau d'une demi-atmosphère, puis plaçant l'appareil sous cloche pour modérer la transpiration, on voit, au bout de quelques minutes, une gouttelette brillante d'eau perler sur chaque denticulation de la feuille (Balsamine).

Fig. 703. — *a*, pétiole d'une fronde de Cyathée (Fougère) ; *b*, nectaire vert, prolongé supérieurement par une partie blanche, riche en stomates (gross. : 3) (Bonnier).

Pleurs de la Vigne, etc. — C'est aussi la grande pression de turgescence, créée par une forte absorption d'eau, qui occasionne au printemps, dans diverses plantes, l'écoulement de la sève par les lenticelles et autres fissures de la tige, ainsi que par les surfaces de section des rameaux fraîchement taillés (*pleurs* de la Vigne); car les bourgeons, non encore épanouis, ne permettent pas à l'excès d'eau, absorbée par la racine, de se dégager à l'état de vapeur. Cette émission de liquide cesse, du reste, dès après l'épanouissement des feuilles.

On voit par là que les stomates aquifères et autres solutions de continuité représentent les *appareils régulateurs de la quantité d'eau* que renferme la plante. L'épithème, quand il existe, agit, tantôt comme simple tissu de filtration (cas général), et alors la pression interne est la seule cause de la sudation ; tantôt il intervient comme tissu actif dans le phénomène (Fougères). Dans ce dernier cas, en effet, les plantes tuées par le sublimé, ou anesthésiées par l'éther, ne sont plus, comme les précédentes, le siège d'une sudation, sous l'action d'un simple accroissement de pression ; les espaces intercellulaires s'injectent simplement d'eau.

2° **Sudation nectarifère.** — Lorsque le liquide exsudé est sucré, il constitue le *nectar*, et la région restreinte, unie ou veloutée, plane ou déprimée ou en relief, qui lui donne issue, représente un *nectaire* (fig. 703, *b* et 704 *bis*, *g*, *f*).

L'exsudation résulte ici, comme précédemment, d'un accroissement de turgescence des cellules du nectaire : mais,

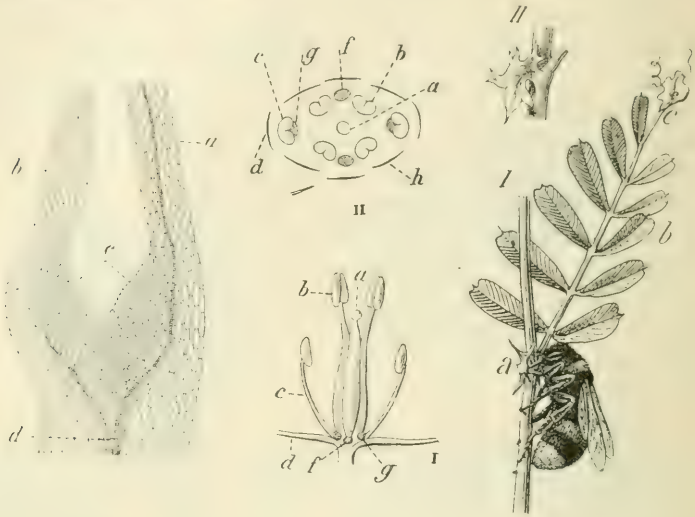


Fig. 704. Fig. 704 *bis*. Fig. 705.

Fig. 704. — *a*, coupe longit. médiane de la base d'un pétale de Renoncule âcre, avec un faisceau libéroligneux ; *b*, ligule avec faisceau à orientation inverse ; *c*, région nectarifère ; *d*, bifurcation du faisceau (gr. : 70) (Bonnier).

Fig. 704 *bis*. — I, fleur de Moutarde blanche : *a*, pistil ; *b*, grandes étamines (4) : *c*, petites étamines (2) ; *d*, sépales latéraux ; *g*, nectaires latéraux ; *f*, nectaires antéro-postérieurs. — II, diagramme (Hildebrandt).

Fig. 705. — I, feuille de Vesce (*Vicia sativa*) ; *a*, stipules nectarifères, visitées par un Bourdon ; *b*, folioles ; *c*, vrilles terminales. — II, stipule isolée, avec, en noir, la région nectarifère.

au lieu de provenir d'une diminution d'intensité de la transpiration, elle est due essentiellement à l'attraction osmotique qu'exercent sur les liquides des tissus plus intérieurs les sucres et autres substances, contenus dans le suc du nectaire, ou qui même sont répandus à sa surface. Par là, le nectar se rapproche plutôt des produits de sécrétion que des exsudations purement physiques. Toutefois, la transpiration influe sur la production du nectar ; car ce dernier est d'autant plus abondant que l'émission de vapeur est plus faible.

Nectaires ; disques floraux. — Les nectaires se rencontrent.

soit sur les feuilles (fig. 707), soit sur l'une ou l'autre des pièces constitutives de la fleur (Renoncule, fig. 704), soit enfin sur le réceptacle floral. Dans ce dernier cas, le nectaire se présente ordinairement sous la forme d'une émergence plus ou moins saillante (fig. 710, *a* et 711, *f*).

Dans la Vesce cultivée, par exemple, sans cesse visitée par les Insectes mellifères, ce sont les deux stipules (fig. 705, *a*), qui produisent le liquide sucré : le nectaire consiste en un assemblage de poils articulés courts (fig. 706, *b*), serrés les uns contre les autres, et formés chacun d'une cellule de

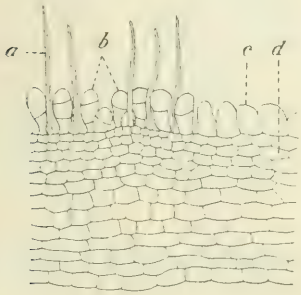


Fig. 706.

Fig. 707.

Fig. 706. — Coupe longitudinale passant par la région nectarifère d'une stipule de Vesce. — *a*, poils simples ; *b*, papilles excrétrices ; *c*, cellules épidermiques normales, au-dessous de la région nectarifère ; *d*, parenchyme vert (gr. : 70) (Bonnier).

Fig. 707. — Base du limbe d'une feuille de Prunier Laurier-cerise (*Prunus laurocerasus*). — *a*, nectaires (quatre) ; celui de gauche, en bas, porte la gouttelette sucrée transsudée.

base et d'une pile de trois ou quatre cellules renflées sécrétrices : çà et là s'y ajoutent des poils protecteurs allongés.

Dans la Ptéride aquiline ou Fougère-Aigle, c'est le renflement basilaire des pétioles secondaires de la feuille qui est nectarifère (fig. 703) et qui attire les Fourmis ; dans la Renoncule, une petite dépression nectarifère existe à la base des pétales, au niveau de la ligule (fig. 704, *c*).

Ce que l'on nomme *disque floral* n'est pas autre chose qu'un ensemble d'émergences sécrétrices du réceptacle floral, groupées en anneau et plus ou moins fusionnées (fig. 709 et 710, *a*). Dans le Fusain, le disque est situé entre la corolle et l'androcée ; dans l'Erable, il porte les étamines ; dans la Rue (fig. 708), le Staphylier, la Boswellie (fig. 711, *f*), il se constitue entre l'androcée et le pistil.

L'exsudation du nectar se fait, tantôt par des stomates aquifères (Ptéride), tantôt au travers de l'épiderme, alors par transsudation (Vesce).

La production de ces liquides sucrés peut être entièrement arrêtée par un lavage superficiel du nectaire, ce que

Fig. 708.

Fig. 709.

Fig. 710.

Fig. 708. — Coupe d'une fleur tétramère de Rue (*Ruta graveolens*). — *c*, calice à quatre sépales ; *b*, corolle ; *a*, étamines mobiles (8) ; *d*, pistil, entouré à sa base d'un *disque* annulaire.

Fig. 709 et 710. — I : *b*, ovaire de Sauge (*Salvia lantanifolia*), à deux carpelles, subdivisés chacun en deux nucules et donnant un tétrakène ; *a*, disque nectarifère avec prolongement antérieur en languette. — II : *b*, ovaire de Marrube (*Marrubium vulgare*) ; *a*, disque (gr. : 20) (Bonnier).

l'on peut vérifier, par exemple, pour ceux du périanthe de la Fritillaire. Quand la fleur est jeune, le lavage doit être renouvelé à deux ou trois reprises, sans doute à cause de l'abondance des principes osmotiques (sucre.... : même, dans les nectaires de la feuille du Laurier-cerise (fig. 707), la sécrétion continue encore à se produire après dix-sept lavages, sans que la proportion de sucre diminue sensiblement dans le liquide émis. Si au contraire on se contente d'aspirer le nectar avec une pipette, il continue à s'en produire de nouveau. D'autre part, l'application d'une gouttelette de sirop de sucre sur l'organe lavé le ramène à l'activité.

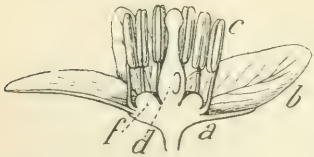


Fig. 711. — Coupe d'une fleur de *Boswellia* (Térébinthacée), plante à *encens*. — *a*, sépales ; *b*, pétales (5) ; *c*, étamines (10) ; *d*, pistil tricarpellé ; *f*, disque charnu, à bord supérieur lobé.

On voit, d'après ces faits, que la turgescence intérieure des tissus n'est pas la seule cause de l'exsudation nectarifère ; les substances à fort pouvoir osmotique qui couvrent la surface même des nectaires paraissent intervenir aussi dans le phénomène.

Miellée. — Aux nectars se rattache la *miellée végétale*. Cette exsudation sucrée, très recherchée des Fourmis et des Abeilles, est émise par les feuilles de divers arbres (Tilleul, Erable, Peuplier, Chêne, Bouleau,

Vigne, Pin, Sapin, Epicéa), à l'état de gouttelettes, spécialement par les stomates. Si l'on essuie la feuille avec du papier buvard, on ne tarde pas à voir reparaître le liquide.

Les conditions favorables à la production de la miellée sont : l'obscurité, un état hygrométrique élevé, un apport d'eau. La miellée est en effet surtout élaborée pendant les nuits humides, et spécialement quand la différence de température entre le jour et la nuit est très marquée. Elle renferme de la *mannite* (Frêne, Sureau, Chêne) et du *mannitose* (surtout dans l'Erable), fréquemment aussi du saccharose; enfin de la dextrine. Cette composition la rapproche du nectar des fleurs.

Fig. 712 et 713. — I, tige feuillée de *Nepenthes*, avec feuilles ascidiées. — II, feuille isolée ; *ac*, pétiole ; *a*, partie ailée du pétiole ; *b*, partie filiforme ; *c*, ascidie (hauteur : 10 cm.) ; *d*, limbe.

Il ne faut pas confondre cette production avec la *miellée animale*, que rejettent les Pucerons par l'orifice anal, mais non par les deux prétendus tubes à miel dorsaux, lesquels sécrètent simplement une matière cireuse, destinée sans doute à préserver ces Insectes contre les atteintes d'autres animaux. On peut la trouver, accompagnée de miellée végétale, sur les feuilles du Tilleul, etc. Elle se distingue de cette dernière par la présence, indépendamment de la dextrine et du glucose, d'une forte proportion d'un saccharose spécial, le *mélézitose* (p. 124), que ne renferme pas la miellée nectarifère.

3° Sudation digestive, etc. — Ce groupe comprend des sécrétions diastasigènes, émises en vue de la digestion de matières animales ou végétales (p. 506). Telles sont : le suc des poils glanduleux de la Grassette et de la Dionée ; le liquide visqueux des tentacules du Rossolis (*Drosera*) (fig. 654).

Il faut y ajouter l'exsudation diastasique, grâce à laquelle l'embryon des graines digère l'albumen qui l'entoure.

Quant à l'exsudation stigmatique, si elle manque de diastase, du moins est elle émise en vue de l'accomplissement d'une fonction bien déterminée, la formation des œufs, comme les précédentes sont élaborées en vue de la digestion.

On a affaire dans ce troisième groupe, on le voit, à de véritables produits de sécrétion (voy. *Sécrétion*).

Feuilles ascidiées. — Les feuilles de quelques plantes offrent une différenciation remarquable, qui leur permet de recueillir le liquide qu'elles émettent et de le conserver à la disposition de la plante, au lieu de l'abandonner librement à l'état de gouttelettes : ce sont les *feuilles ascidiées*.

Fig. 714. Fig. 715.

Fig. 714. — Feuille en cornet du *Sarracenia*.

Fig. 715. — Feuille ascidiée du *Nepenthes*; le limbe de la feuille, très petit, surmonte l'urne (0m.30).

On en connaît trois genres principaux : le *Népenthès*, Orchidée de l'Inde et de Ceylan, le *Sarracénia* des Etats-Unis et le *Céphalotus* d'Australie. Tous trois portent des feuilles totalement ou partiellement transformées en urnes ou *ascidies*, de forme variable, selon l'espèce, et en partie remplies du liquide exsudé.

a) Dans le Népenthès, par exemple (fig. 712), la feuille comprend d'abord une partie (*a*), dilatée en manière de limbe, puis un cordon grêle (*b*), terminé par une urne dressée; cette dernière est fermée dans le jeune âge par une foliole (*d*), et plus tard librement ouverte. La foliole représente le limbe; tout le reste, le pétiole.

L'ascidie, d'ordinaire élégamment frangée d'un côté, peut atteindre quinze centimètres de hauteur; le liquide acide qu'elle renferme tient en dissolution des substances minérales (sels,...), des acides organiques, etc., dans la proportion d'environ un centième. Si l'on vide l'urne, le liquide s'y reconstitue rapidement, à la faveur de la grande humidité des serres. On y trouve parfois des cadavres d'Insectes, ce qui a fait penser que le liquide était doué de propriétés digestives; en réalité, il ne contient aucun principe diastasique.

Le liquide de l'urne des Népenthès est susceptible d'être réabsorbé par la plante, lorsque la racine ne dispose plus que d'une quantité d'eau insuffisante, circonstance réalisée sous les climats tropicaux, pendant les longues périodes de sécheresse.

b) L'urne du Céphalotus est de forme renflée, assez analogue à celle des Népenthès; celle des Sarracénias (fig. 714) est allongée en cornet et terminée par un petit couvercle, relevé ou abaissé, selon l'espèce.

CHAPITRE V

ASSIMILATION DE L'ALIMENT

Définition. — Lorsque l'aliment a pénétré dans l'intérieur des éléments vivants de la plante, comment s'effectue l'incorporation de cet aliment au protoplasme ; comment, en d'autres termes, est-il *assimilé ?*

Assimilation chlorophyllienne et assimilation protoplasmique. — Distinguons d'abord deux stades dans ce vaste travail de synthèse organique : l'*assimilation chlorophyllienne* et l'*assimilation protoplasmique*.

1° L'*assimilation chlorophyllienne* ne s'effectue qu'avec le concours de la radiation solaire, grâce à la chlorophylle, qui en absorbe certains éléments. Elle s'exerce aux dépens d'un ensemble de substances purement minérales (anhydride carbonique et sels terrestres) et consiste dans la production de composés organiques (sucres, albuminoïdes), capables d'être ultérieurement assimilés par le protoplasme incolore.

2° L'*assimilation protoplasmique*, fonction fondamentale de toute matière vivante, conséquemment seule agissante chez les êtres sans chlorophylle (Champignons, Bactériacées), est au contraire indépendante de la lumière.

Elle consiste essentiellement dans l'incorporation au protoplasme, concurremment avec des sels minéraux (nitrates,...), de *substances organiques*, issues de l'assimilation chlorophyllienne d'une plante verte et représentées, soit seulement par des principes ternaires, soit à la fois par des principes ternaires et quaternaires.

Par exception, quelques Bactériacées peuvent *assimiler directement l'azote libre de l'air* (p. 601).

On voit que l'assimilation chlorophyllienne est la condition, le prélude nécessaire de l'assimilation protoplasmique : d'où il résulte que les portions incolores des végétaux chlorophylliens, et à plus forte raison le corps entier des êtres

dépourvus de pigment vert, vivent dans la dépendance des tissus chlorophylliens, la chlorophylle seule étant douée du pouvoir d'organiser l'anhydride carbonique.

L'*assimilation* de l'aliment entraîne la *croissance* du corps (p. 395), ainsi que la *mise en réserve* de l'excès des produits assimilés (p. 497).

SECTION I

ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE

Cet important phénomène, *condition de la permanence de la vie sur le globe*, grâce auquel s'opère la métamorphose de l'anhydride carbonique et des sels terrestres en principes organiques, susceptibles ensuite d'entretenir la vie du protoplasme fondamental, est corrélatif :

1° De l'*émission* d'un volume d'*oxygène*, sensiblement égal au volume d'anhydride carbonique incorporé ;

2° De l'*apparition de grains d'amidon*, témoins visibles de l'assimilation du carbone, qui se constituent au sein même des chloroplastides, soumis à l'action de la lumière ;

3° Enfin de la *production de composés organiques azotés*, notamment de principes albuminoïdes, qui attestent l'organisation de l'azote minéral dans les tissus verts.

Les organes chlorophylliens apparaissent ainsi, non simplement comme le siège de l'assimilation du carbone de l'anhydride carbonique, mais encore de l'incorporation de l'azote des nitrates ou des sels ammoniacaux à des composés carbonés. Plus généralement, les chloroleucites sont les instruments de l'*assimilation totale de l'aliment minéral*.

Considérons d'abord l'assimilation de l'anhydride carbonique, puis celle des nitrates et des sels ammoniacaux.

I. — Assimilation chlorophyllienne de l'anhydride carbonique

Occupons-nous d'abord de montrer qu'*une plante verte insolée fixe de l'anhydride carbonique et émet de l'oxygène*.

Absorption d'anhydride carbonique et dégagement simultané d'oxygène. — Le fait fondamental, rela-

tif à l'assimilation chlorophyllienne, est qu'à la lumière, et à une température convenable, la plante verte emprunte au milieu ambiant un volume d'anhydride carbonique, sensiblement égal au volume d'oxygène qu'elle y dégage.

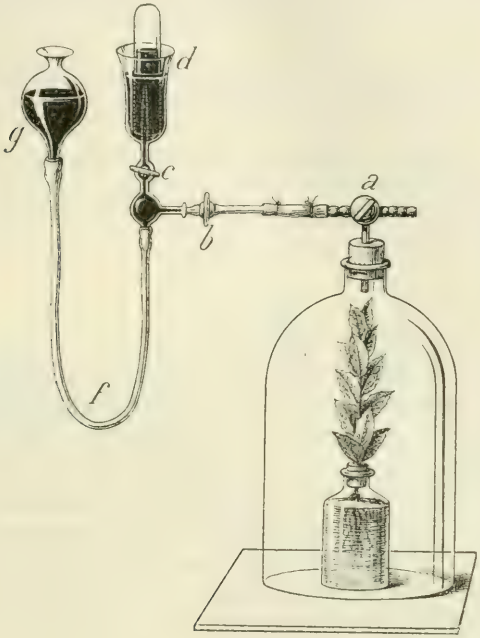


Fig. 716. — Appareil destiné à faire de petites prises de gaz dans le récipient renfermant la plante. — *a*, robinet à trois voies, permettant de faire le vide dans le récipient avec une machine pneumatique à mercure, puis d'y laisser entrer, s'il y a lieu, un gaz autre que l'air, etc. ; *b*, *c*, robinets en verre ; *d*, récipient avec éprouvette pour recevoir le gaz prélevé ; *g*, cuvette mobile ; *f*, caoutchouc (Aubert). — Pour faire une prise, *bcd* étant rempli de mercure et *c* fermé, abaisser la cuvette *g* au-dessous de *ab*, et ouvrir un instant *b* ; un peu de gaz va se loger dans l'ampoule située à gauche de *b*. Remonter ensuite la cuvette au-dessus de *d* et ouvrir *c* ; le gaz se rend dans l'éprouvette.

En d'autres termes, le rapport $\frac{V_{(O)}}{V_{(CO^2)}}$ des volumes gazeux, échangés entre la plante verte insolée et l'atmosphère, est égal ou voisin de l'unité.

Pour vérifier ce remarquable phénomène, on fait végéter une plante verte, ou simplement un rameau feuillé, dans une atmosphère limitée d'air (fig. 716), renfermant une proportion connue d'anhydride carbonique, plus forte que celle de l'air atmosphérique, et telle que l'assimilation chlorophyllienne y acquière toute son intensité ; cette proportion

varie, selon les plantes, de 5 à 10 centièmes, au lieu de 3 ou 4 dix-millièmes, comme dans l'air libre.

On analyse l'atmosphère intérieure au moment de la mise en expérience et on expose le tout à la lumière du soleil.

Au bout de quelques heures, on procède à une nouvelle analyse, et l'on constate que la proportion d'anhydride carbonique a diminué, à peu près dans la même mesure que la proportion d'oxygène a augmenté.

Chez les plantes aquatiques, l'anhydride carbonique absorbé est emprunté en partie aux bicarbonates alcalins ou terreux (p. 589) ; une autre partie est absorbée à l'état libre.

Selon les plantes, le rapport des volumes gazeux échangés est égal, un peu plus petit ou un peu plus grand que l'unité, mais l'écart n'est jamais notable.

On peut donc écrire sensiblement :

$$\frac{V_{(o)}}{V_{(co)}} = 1$$

Il importe de remarquer dès maintenant que les deux termes de ce rapport n'expriment pas la totalité des volumes, mis en jeu par le phénomène chlorophyllien, puisque, d'une part, la plante n'assimile pas seulement l'anhydride carbonique qu'elle puise dans l'air, mais encore, et avant tout, celui qu'elle produit par la respiration de ses propres tissus; et d'autre part, elle ne produit pas seulement le volume d'oxygène qu'elle dégage, mais encore celui qu'elle consomme pour l'entretien de la respiration de ces mêmes tissus.

Autrement dit, les termes précédents $V_{(o)}$ et $V_{(co^2)}$ expriment seulement la *résultante du phénomène chlorophyllien et du phénomène inverse respiratoire.*

Dans ce qui suit, nous désignerons ce rapport sous le nom de *rapport résultant*, pour bien le distinguer du *rapport chlorophyllien total* ou *rapport vrai*, dont il sera ultérieurement question (p. 583).

Méthode d'analyse des gaz. — Au moment de chaque analyse gazeuse, on procède à une petite prise de gaz, au moyen de l'*appareil à prises* de la figure 716, sorte de petite machine pneumatique à mercure : le gaz est recueilli en petite quantité sur le mercure, dans un petit tube (*d*), de quelques centimètres de longueur, facile à fermer avec le pouce.

Description de l'appareil. — L'appareil à analyser les gaz (fig. 717) consiste en un récipient de fonte cylindrique (*b*), placé horizontalement,

dans lequel on peut à volonté déplacer un piston, en tournant la manivelle (*a*). A ce récipient fait suite un tube capillaire (*dfg*), recourbé en U à son extrémité libre, où il est entouré d'une cuvette de verre (*h*); la portion horizontale de ce tube, bien calibrée, est divisée en parties d'égale longueur et par suite d'égale capacité.

On remplit tout le cylindre de mercure par un orifice spécial, que l'on ferme ensuite exactement; dans la cuvette, le niveau (*i*) du mercure doit dépasser de quelques millimètres l'orifice libre du tube. Par une manœuvre du piston, on remplit ensuite le tube tout entier de mercure.

Pour procéder à une analyse, on transporte la petite éprouvette à gaz (*m*), fermée avec le pouce, sur le mercure de la cuvette, au-dessus du tube.

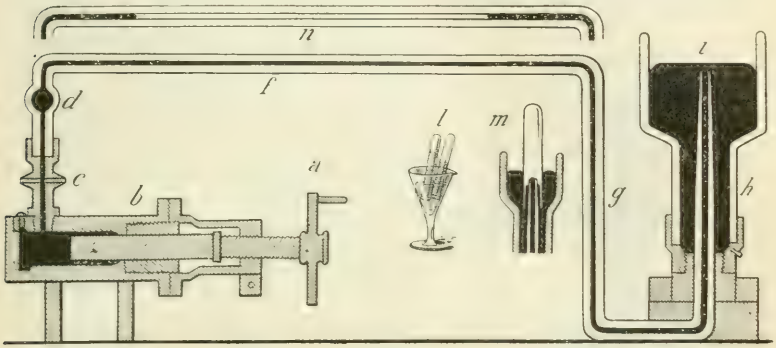


Fig. 717. — Appareil à analyser de petits volumes gazeux (Bonnier et Mangin). — *a*, manivelle, permettant de faire mouvoir le piston fileté, engagé dans la cavité du corps de pompe (*b*); *c*, pièce métallique avec collier à gorge, recevant le tube de verre *fg*; *d*, ampoule de verre; *f*, tube horizontal gradué; *g*, tube en U, allant s'ouvrir sous le mercure (*i*); *h*, cuve à mercure, munie en bas d'un orifice, permettant au besoin de faire écouler facilement le mercure; *m*, éprouvette remplie d'air à analyser; *n*, une petite bulle de cet air amenée dans le tube horizontal pour l'analyse; *l*, petite éprouvette à potasse et à pyrogallate de potasse.

et on l'enfonce jusqu'à ce que la pointe de ce dernier paraisse dans le gaz. On tourne alors le piston, de manière à faire passer dans le tube gradué un volume de gaz tel, qu'on puisse l'amener entièrement dans la branche horizontale (*n*); soit *N* le nombre de divisions qu'il y occupe.

Il suffit ensuite d'absorber successivement l'acide carbonique au moyen d'une solution de potasse, et l'oxygène au moyen d'une solution concentrée d'acide pyrogallique ou de pyrogallate de potassium : ces deux réactifs sont toujours tenus prêts à servir, dans de petits tubes (*l*), posés sur le mercure. Par une manœuvre du piston semblable à la précédente, on fait donc passer un peu de potasse dans le tube en U (*g*), ce qui en humecte la paroi; puis, par un mouvement inverse du piston, on fait avancer la colonne gazeuse jusque dans ce même tube, ce qui suffit à déterminer l'absorption de l'anhydride carbonique par la paroi humectée. En ramenant ensuite le gaz au point de départ, on note, par différence, le volume d'anhydride carbonique, soit *n* divisions, que renfermait l'air analysé.

Une opération semblable, faite avec l'acide pyrogallique, se traduit par

une nouvelle diminution de volume, soit n' divisions, qui correspondent à l'oxygène absorbé.

Restent n'' divisions, formées d'azote; la proportion de ce gaz ne change pas pendant l'expérience.

Ceci fait, on calcule la composition centésimale, et on ramène les volumes trouvés à la température de zéro et à la pression 760.

On aura ainsi, pour 100 volumes d'air analysé :

$$O = \frac{n' \times 100}{N}. \quad CO^2 = \frac{n \times 100}{N}. \quad Az = \frac{n'' \times 100}{N}.$$

Démonstration directe du dégagement d'oxygène. — 1° Pour rendre sensible au regard le dégagement d'oxygène, on peut recourir à des Algues d'eau douce, comme les Spirogyres, les Oscillaires, etc. On les dispose dans un récipient rempli d'eau et l'on recueille l'oxygène dans une éprouvette (fig. 718).

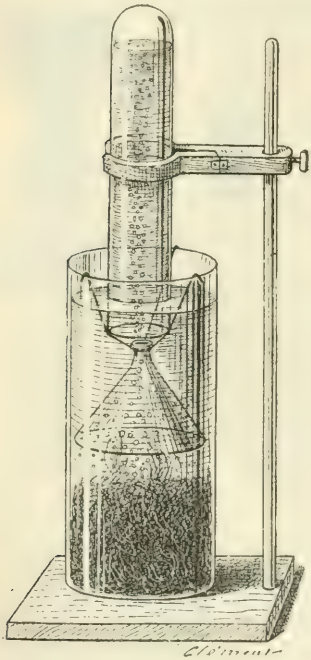


Fig. 718. — Dégagement de bulles d'oxygène par les Spirogyres à la lumière : on les recueille dans l'éprouvette, grâce à l'entonnoir renversé dans l'eau.

En plein soleil, on voit à tout instant des bulles gazeuses s'élever et s'accumuler dans l'éprouvette, surtout si l'on a soin d'ajouter au liquide un peu d'eau chargée d'anhydride carbonique; à la lumière diffuse, le dégagement est notablement moins actif.

Le gaz dégagé est de l'oxygène : il se dissout en effet dans une solution de pyrogallate de potassium; il rallume une allumette qui n'a plus qu'un point incandescent, et il entretient la combustion d'une spirale de fer, préalablement portée au rouge.

Toutefois, le gaz dégagé au début n'est pas de l'oxygène tout à fait pur; car, au fur et à mesure que l'oxygène s'échappe des cellules de la plante, il se mêle à l'atmosphère intérieure des lacunes, dont la composition est voisine de celle de l'air extérieur. Si la bulle reste pendant quelque temps adhérente à la surface de l'Algue, avant de se dégager, un peu d'azote de l'air dissous dans l'eau s'y

répand aussi par diffusion. Le gaz dégagé renferme donc nécessairement un peu d'azote, mais de moins en moins, à mesure que le dégagement se poursuit, parce que l'azote dissous dans l'eau ne peut venir que lentement remplacer celui qui disparaît des lacunes, sa diffusibilité étant très faible.

Au lieu d'Algues, on peut employer aussi des tiges feuillées d'Elodée (fig. 723), de Potamot (fig. 672), de Cornille (*Ceratophyllum*) (fig. 737), et autres plantes aquatiques : ou encore une branche feuillée d'arbre (Marronnier).

Mais, à poids égal, l'avantage reste aux Algues vertes, pour l'intensité du dégagement d'oxygène.

2° Pour bien montrer, d'autre part, que le dégagement des bulles d'oxygène est lié à une fixation d'anhydride carbonique, on ajoute un peu d'eau de chaux ou de baryte à l'eau dans laquelle végètent les plantes soumises à l'expérience.

Or, le phénomène cesse rapidement : mais il reprend, dès que les plantes (Cornille, Elodée), préalablement lavées à l'eau, sont reportées dans l'eau pure ou dans une eau additionnée d'anhydride carbonique.

Influence de l'intensité de la lumière sur le dégagement d'oxygène. — L'intensité lumineuse à laquelle le phénomène chlorophyllien commence à être observable varie beaucoup avec les plantes. Une feuille de Laurier-Rose, par exemple, cesse de dégager de l'oxygène, dès que le soleil couchant a disparu au-dessous de l'horizon, bien que la lumière diffuse soit encore assez intense : d'autres espèces sont beaucoup moins exigeantes.

Mais de ce qu'une plante ne dégage plus d'oxygène à une lumière faible, cela ne veut pas dire qu'elle n'assimile plus d'anhydride carbonique : cela signifie seulement que l'oxygène qu'elle produit est tout entier utilisé à la respiration.

Ce n'est qu'à la pleine lumière du jour que l'émission de l'oxygène devient très nette : mais, tandis que certaines plantes, comme le Blé, les plantes aquatiques (Elodée), ne dégagent leur maximum d'oxygène qu'à la lumière solaire directe, d'autres, au contraire, comme les Mousses, le Bambou, se contentent de la lumière diffuse. A la lumière directe du soleil, ces dernières plantes produisent sensiblement moins d'oxygène, même quand les rayons calorifiques ont été préalablement absorbés, par le passage de la radiation au travers d'une cuve de verre remplie d'eau.

Influence de la réfrangibilité des radiations. — Ainsi, sans lumière, pas d'assimilation d'anhydride carbonique. Mais, les radiations monochromatiques interviennent-elles toutes dans le phénomène? Il est à prévoir que non, puisque la chlorophylle n'absorbe que les radiations qui correspondent aux sept bandes d'absorption de son spectre (p. 67), les quatre premières étant situées en deçà du vert, les trois autres, plus étalées, dans la région bleue et violette.

Et, en effet, ces radiations absorbées par le pigment vert représentent le complément d'énergie, sans lequel la cellule verte vivante serait incapable d'assimiler l'anhydride carbonique, et conséquemment les autres aliments minéraux.

S'il en est bien ainsi, on doit pouvoir vérifier que l'action assimilatrice des diverses radiations spectrales est proportionnelle à l'intensité de leur absorption par la chlorophylle, et par suite que l'effet des radiations non absorbées est nul : c'est bien ce que prouve l'expérience.

Trois méthodes peuvent être employées pour comparer le pouvoir assimilateur des radiations de diverse réfrangibilité : 1° la méthode du *spectre;* 2° la méthode du *microspectre*, qui exige le concours de Bactéries aérobies; 3° la méthode des *écrans absorbants*.

1° *Méthode du spectre.* — Elle consiste à disposer les plantes soumises à l'expérience dans les diverses régions lumineuses d'un spectre solaire pur.

On constitue ce dernier en faisant passer un faisceau de lumière blanche par une fente suffisamment étroite d'une chambre noire, au travers d'une lentille et d'un prisme convenablement disposés ; la pureté du spectre, qui est indispensable à la précision de l'expérience, est attestée par la netteté des raies d'absorption de Fraunhofer.

Pour peu que la fente soit trop large, le spectre s'étale, et ses diverses radiations empiètent les unes sur les autres, ce qui introduit dans la recherche un élément d'erreur. Dans ces conditions, en effet, le jaune, par exemple, renferme du rouge; car, si l'on interpose sur le parcours de cette lumière un verre rouge, la place du jaune dans le spectre reste rouge, ce qui n'arriverait pas si le spectre était pur.

Le spectre une fois constitué, on sépare les bandes colorées principales (violet, indigo, ...) les unes des autres par des écrans, et on dispose dans chaque compartiment (fig. 719)

une éprouvette renversée sur du mercure et renfermant de l'air additionné de 5 centièmes d'anhydride carbonique, ainsi qu'une portion de feuille de Bambou de surface connue. Au bout de quelques heures, on procède à l'analyse du gaz des diverses éprouvettes, pour déterminer le volume d'anhydride carbonique absorbé et le volume d'oxygène dégagé.

En élevant ensuite sur la partie médiane de chaque couleur spectrale une ordonnée proportionnelle au volume d'anhydride carbonique absorbé et joignant les points ainsi obtenus, on obtient la courbe représentative de la puissance assimilatrice des diverses radiations (fig. 719, *mnp*).

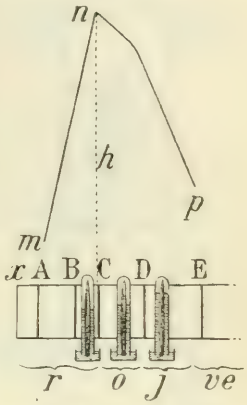


Fig. 719. — *mnp*, courbe de l'action chlorophyllienne assimilatrice dans la région rouge ; *x*, limite du rouge ; AE, raies du spectre solaire ; *r*, rouge ; *o*, orangé ; *j*, jaune ; *ve*, vert ; des éprouvettes avec une feuille de Bambou, sont disposées dans le spectre (Timiriazeff).

Cette courbe montre que le maximum (*h*) d'absorption d'anhydride carbonique correspond à la bande chlorophyllienne I du rouge, c'est-à-dire à la lumière le plus énergiquement absorbée par la chlorophylle, lumière qui se trouve être en même temps la plus chaude du spectre lumineux. Déjà dans le rouge extrême (*x*), la courbe rencontre l'axe, ce qui indique qu'à ce niveau il n'y a plus aucune assimilation de carbone; or, cette lumière n'est pas non plus absorbée par le pigment vert. Du côté opposé, la courbe s'abaisse moins rapidement jusqu'au vert, où l'absorption d'anhydride carbonique est de même sensiblement nulle.

Toutefois, cette méthode ne permet pas d'obtenir la courbe pour la région la plus réfrangible du spectre, qui correspond aux bandes d'absorption V-VII. Cette région est en effet proportionnellement plus étalée que la région rouge : d'où il résulte que l'absorption d'anhydride carbonique dans le bleu et le violet est à peu près insensible, pour une largeur de spectre égale à celles considérées du côté du rouge. Pour se rendre compte que la région bleu-violet est beaucoup plus étalée, plus dispersée, que la région située en deçà du jaune, il suffit de remarquer que la longueur d'onde moyenne du spectre lumineux $\left(\frac{l + l'}{2}\right)$ correspond à une lumière plus rapprochée

du rouge ($l = 765$ millionièmes de millimètre) que du violet ($l = 395$). D'autre part, les rayons bleus et violets exercent sur la respiration une action très intense, et par là même tendent à masquer les échanges inverses chlorophylliens.

On a recours, pour cette partie du problème, à la méthode du microspectre, qui permet, sinon de mesurer, tout au moins de mettre en évidence, l'action assimilatrice des radiations les plus réfrangibles.

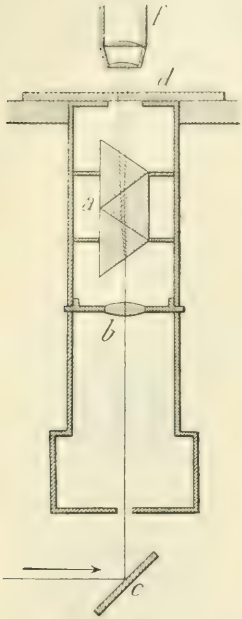


Fig. 720. — Éléments d'un appareil à microspectre. — *a*, prisme à vision directe; *b*, lentille convergente; *c*, miroir; *d*, lame de verre du porte-objet, sur laquelle se projette le spectre; *f*, objectif du microscope.

2° *Méthode du microspectre.* — Ici, c'est un spectre microscopique que l'on projette sur le porte-objet du microscope, en faisant passer au travers d'une fente étroite, puis d'un prisme, la lumière blanche réfléchie par un miroir (fig. 720).

En outre, au lieu d'une feuille, c'est un filament d'Algue (Spirogyre, Conferve) que l'on observe au microscope (fig. 721, *c*), dans une petite quantité d'eau chargée d'anhydride carbonique.

Pour rendre sensibles les différences d'intensité du dégagement de l'oxygène dans les diverses lumières du microspectre, on a recours à l'intermédiaire de Bactéries avides d'oxygène, comme la Bactérie Terme (*Bacterium Termo*), agent ordinaire des putréfactions, qui pullule dans les eaux corrompues et qui est doué d'une grande mobilité.

On sait que si l'on recouvre d'une lamelle de verre une goutte d'une culture chargée de ces organismes, les Bactéries viennent s'accumuler contre les bords de la lamelle, ou encore autour des bulles d'air emprisonnées, pour puiser librement l'oxygène nécessaire à leur respiration.

Pareillement, le long du filament vert de l'Algue, disposé en travers du microspectre, les Bactéries se rassembleront là où le dégagement d'oxygène sera le plus intense; ce sera donc la forme même de l'amoncellement de Bactéries qui permettra de juger de la plus ou moins grande intensité de l'émission

de l'oxygène, et par suite de l'assimilation de l'anhydride carbonique.

A l'obscurité, les Bactéries sont au repos, à l'état de vie ralentie. Dès qu'elles viennent à être éclairées des lumières spectrales, elles se mettent en mouvement, tout d'abord du côté du rouge.

A une lumière diffuse suffisamment intense, on les voit se réunir dans la partie la moins réfrangible du microspectre et offrir un maximum d'accumulation dans le rouge (fig. 721).

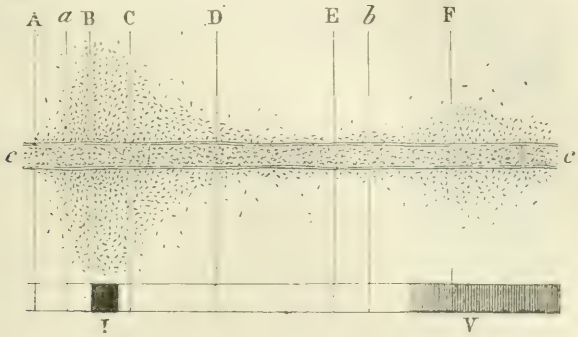


Fig. 721. — *cc*, filament de Conferve, placé en travers du microspectre solaire ; A-F, raies de ce spectre ; on a figuré, en I et V, les deux bandes du spectre d'absorption de la chlorophylle, qui correspondent aux zones où s'accumulent surtout les Bactéries (Engelmann).

précisément au niveau de la bande d'absorption I du spectre de la chlorophylle (v. aussi fig. 88) ; du côté du vert, le nombre des Bactéries est au contraire négligeable.

Un autre amas se produit dans la région bleue et violette, moins haut que dans la région rouge, mais par contre plus étalé, et d'épaisseur décroissante de part et d'autre du bleu.

Remarques. — *a*) Il y a lieu d'ajouter qu'à la *lumière solaire directe*, les Bactéries se rassemblent dans toute l'étendue du spectre, et non plus seulement dans les régions précitées, qui correspondent aux bandes d'absorption de la chlorophylle, sans doute parce que le dégagement d'oxygène, plus actif alors dans ces régions, suffit à les alimenter encore dans le vert et dans le jaune. On a même constaté, dans ces conditions, un maximum d'accumulation dans le jaune.

b) Lorsqu'on dépose sur le porte-objet, non plus un filament vert, mais une culture de *Bactéries pourpres*, les Bactéries incolores précédentes s'accumulent dans la lumière jaune et verte, ainsi que dans l'infra-rouge, preuve que l'assimilation

de l'anhydride carbonique et l'émission corrélative d'oxygène par la *bactériopurpurine* (p. 72) sont la conséquence de l'absorption d'autres radiations que celles fixées par la chlorophylle.

3° *Méthode des écrans absorbants.* — On a déjà vu (p. 78) comment les écrans colorés permettent de juger de l'action verdissante des diverses radiations solaires élémentaires. Ils peuvent de même servir à déterminer leur puissance assimilatrice.

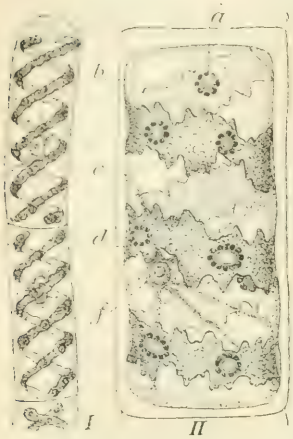


Fig. 722. — I, deux cellules d'un filament de Spirogyre, avec noyau au centre et deux rubans verts spiralés. — II, cellule plus grossie d'une autre espèce ; *a*, pyrénoïde avec couronne de granules d'amidon ; *b*, membrane ; *c*, protoplasme pariétal ; *d*, ruban chlorophyllien ; *f*, noyau, entouré de protoplasme et de bandelettes rayonnantes (gr. : 500) (Schmitz).

En versant, par exemple, dans une cloche de verre à double paroi une solution de bichromate de potassium, on constitue un écran qui laisse passer les lumières les moins réfrangibles, depuis le rouge jusque et y compris le jaune ; avec la solution d'oxyde de cuivre ammoniacal, on donne passage à la fois au bleu, à l'indigo et au violet.

Or, une plante verte aquatique, placée sous la première cloche à la lumière, dégage un nombre de bulles d'oxygène beaucoup plus considérable, cinq fois plus grand par exemple, que la même plante placée sous la seconde cloche pendant le même temps. Ce fait témoigne encore de la grande puissance assimilatrice de la partie la moins réfrangible du spectre, puissance peu inférieure à celle de la lumière blanche.

Conclusion. — Nous conclurons des expériences précédentes que les radiations actives dans l'assimilation chlorophyllienne de l'anhydride carbonique sont d'abord les radiations rouges et orangées jusqu'au jaune ; puis, à un degré sensiblement moindre, les radiations bleues et violettes. Seules, les lumières verte et jaune paraissent être à peu près sans action.

C'est donc bien dans la mesure où la chlorophylle fixe l'énergie solaire qu'elle déploie sa puissance assimilatrice.

L'oxygène prend naissance dans les chloroleucites. —

Les Bactéries aérobies, déjà précédemment employées, peuvent encore servir à prouver que l'oxygène est élaboré par les chloroleucites mêmes, et non par le protoplasme incolore ambiant. On a recours pour cela à une plante dont les corps chlorophylliens soient bien distincts du protoplasme fondamental, une Spirogyre, par exemple (fig. 722).

A la lumière, on voit alors, au microscope, les Bactéries se grouper surtout le long des spires vertes, d'où émane par conséquent l'oxygène : avec un Mésocarpe, autre Algue filamenteuse, dont chaque cellule renferme une simple lame chlorophyllienne axile (fig. 82), c'est pareillement le long des bords de cette lame qu'elles s'accumulent, pour puiser le gaz comburant.

Influence de la température sur l'assimilation chlorophyllienne. — La température la plus basse à laquelle s'exerce l'assimilation de l'anhydride carbonique est variable, selon les plantes, mais rarement inférieure à zéro degré. Par exception, certaines Conifères (Epicéa, Genévrier), certains Lichens (Evernia), etc., assimilent encore le carbone à — 35 degrés, et même à — 40°, alors qu'au-dessous de 0 degré, sûrement au-dessous de — 10°, la respiration est entièrement suspendue.

A partir du minimum thermique, le phénomène gagne en intensité, à mesure que la température s'élève, jusqu'à environ 30 degrés. On ignore encore si l'optimum est supérieur à cette température.

Influence de la respiration sur le volume d'oxygène dégagé. — Remarquons ici que si le volume d'anhydride carbonique décomposé augmente avec la température, il n'en est pas nécessairement de même du volume d'oxygène dégagé : car l'élévation de température accélère la respiration.

a) Or, il arrive, chez certaines plantes, que, pour une élévation donnée de température (T — *t*), l'accroissement d'intensité de la respiration, c'est-à-dire de la consommation d'oxygène, soit notablement plus grand que l'accroissement d'intensité de l'assimilation de l'anhydride carbonique, d'où procède l'oxygène. On pourra alors constater un dégagement d'oxygène moindre à T qu'à *t*, bien qu'il y ait eu une plus grande masse d'anhydride carbonique assimilé.

C'est précisément ce qui arrive avec la flamme très chaude d'une lampe Bourbouze à rayonnement de platine : le dégagement d'oxygène est moins intense, quand elle agit directement sur la plante que lorsque ses rayons calorifiques ont été au préalable absorbés par son passage au travers d'une petite cuve à faces parallèles, remplie d'eau.

b) Le cas inverse peut aussi se réaliser. Une branche feuillée d'Orme, par exemple, soumise à un éclairement constant, a dégagé environ quatre fois plus d'oxygène à 30 degrés qu'à 10 degrés, preuve que l'élévation de température accélère davantage l'assimilation chlorophyllienne que la respiration.

c) Il existe enfin des plantes pour lesquelles le volume d'oxygène dégagé ne varie pas sensiblement entre deux limites données de température, pendant un certain temps, par exemple pour les feuilles de Massette

(*Typha latifolia*), exposées au soleil, entre 10 et 30 degrés. Dans ce cas, les accroissements chlorophyllien et respiratoire se contre-balancent.

Influence de la pression de l'anhydride carbonique. — Dans l'air atmosphérique, la proportion d'anhydride carbonique, réduite à environ 3 dix-millièmes, est loin de correspondre à l'optimum de pression de ce gaz, pour ce qui est de son assimilation par les corps chlorophylliens. Dans un milieu aussi pauvre en aliment, ce n'est que grâce au grand développement des surfaces foliaires que la plante arrive à s'incorporer la masse de carbone, nécessaire à son développement.

Lorsqu'on augmente la proportion d'anhydride carbonique, l'assimilation gagne en intensité jusqu'à une certaine limite, qui correspond précisément à l'*optimum de pression* de ce gaz. Pour la majorité des espèces étudiées, la proportion optimum d'anhydride carbonique est de 10 p. 100, proportion trois cents fois plus grande que celle de l'air atmosphérique ; pour d'autres espèces (Laurier-Rose), elle n'est guère que de 5 p. 100.

Au delà de 10 p. 100 d'anhydride carbonique, l'assimilation chlorophyllienne faiblit, et elle s'annule dans le même gaz, lorsqu'il est employé pur à la pression d'une atmosphère.

Dans les expériences destinées à mesurer les échanges gazeux chlorophylliens entre la plante et l'atmosphère limitée qui l'entoure, c'est toujours à l'optimum de pression qu'il convient d'introduire l'anhydride carbonique dans l'air, mis à la disposition de la plante.

Dégagement d'oxygène en l'absence d'anhydride carbonique ambiant. — Lorsque la respiration est peu active, comparativement à l'assimilation de l'anhydride carbonique, il peut arriver que la plante *émette de l'oxygène dans une atmosphère entièrement dépourvue d'anhydride carbonique.* C'est ce que montrent les plantes grasses, notamment les Cactées.

Dans ce cas, la plante, bien que réduite à n'assimiler que l'anhydride carbonique de sa respiration, n'utilise qu'une partie de l'oxygène mis en liberté au cours de cette assimilation et émet le reste dans l'atmosphère ambiante.

Toutefois, la continuité du phénomène exige le concours d'une source d'anhydride carbonique autre que celle de la respiration ; car la plante, ne gardant à tout instant qu'une partie de l'oxygène qu'elle élabore, ne peut produire par combustion, avec cet oxygène, qu'une quantité de moins en moins grande d'anhydride carbonique, et le phénomène va forcément en s'affaiblissant. Peut-être de l'anhydride carbonique prend-il naissance, dans ce cas, au sein de la cellule, par fermentation.

Dégagement d'anhydride carbonique par une plante verte insolée. — Inversement, à une lumière d'intensité donnée, la lumière diffuse par

exemple, on conçoit que, la température s'élevant progressivement, il arrive un moment où la respiration dépasse sensiblement le phénomène contraire de l'assimilation chlorophyllienne.

Bien que la plante soit éclairée, on constatera alors, par l'analyse de l'atmosphère gazeuse, une absorption d'oxygène, les corps chlorophylliens n'en produisant plus qu'une quantité insuffisante ; d'autre part, un dégagement d'anhydride carbonique s'effectue, ces mêmes corpuscules ne pouvant pas assimiler la totalité de ce gaz, issu de la respiration.

C'est bien ce qui a été vérifié.

Influence de l'état des surfaces sur l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne. — La cuticule épidermique étant peu perméable aux gaz, surtout lorsqu'elle est épaissie et incrustée de principes cireux, il est tout naturel que les échanges gazeux s'effectuent surtout par l'ostiole des stomates.

Pour le prouver, on choisit deux feuilles aussi semblables que possible de la même plante (Fusain, Troène), et l'on recouvre d'une mince couche de gélatine, substance perméable aux gaz, la face inférieure stomatifère de l'une d'elles et la face supérieure de la seconde, l'autre face de chaque feuille restant naturelle. On les introduit ensuite dans deux récipients, renfermant un mélange connu d'air et d'anhydride carbonique, en tournant au soleil la face supérieure de chacune d'elles; au bout de quelques heures, on détermine, par l'analyse gazeuse, l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne.

Or, on trouve que la feuille dont les stomates sont occlus par la gélatine absorbe deux ou trois fois moins d'anhydride carbonique que la feuille intacte ou seulement gélatinée sur sa face supérieure : cette différence est uniquement imputable à l'occlusion des stomates.

Influence des anesthésiques. — Les anesthésiques, employés à dose convenable, *dépriment l'assimilation chlorophyllienne, au point de la supprimer, sans d'ailleurs altérer sensiblement la respiration.*

En présence de quelques gouttes d'éther ou de chloroforme, les plantes vertes, mises en vase clos pour l'étude des échanges gazeux, ne dégagent plus à la lumière qu'une quantité négligeable d'oxygène; avec une proportion un peu plus forte d'anesthésique, le dégagement cesse.

La fonction chlorophyllienne étant de la sorte suspendue, la respiration, masquée par elle dans les conditions normales, se traduit librement, comme le montre du reste l'analyse gazeuse, par une absorption d'oxygène et une exhalation d'anhydride carbonique. L'anesthésie des corps chlorophylliens est complète, lorsque cet échange respiratoire atteint sa valeur maximum.

Pour rendre plus manifeste l'action des anesthésiques, il suffit de comparer entre eux deux lots d'une plante aquatique (Élodée), que l'on plonge dans une eau chargée d'anhydride carbonique, chacun sous une cloche tubulée, surmontée d'une éprouvette pour recueillir les gaz dégagés (fig. 723) ; l'un des récipients renferme en outre une éponge, imprégnée de chloroforme.

A la lumière, les plantes non anesthésiées dégagent des bulles d'oxygène. Les autres en émettent aussi d'abord : mais ces bulles sont de plus en plus riches en anhydride carbonique ; plus tard, le dégagement cesse. L'anhydride carbonique, à la fin seul élaboré par la plante chloroformée, se diffuse dans l'eau, au fur et à mesure qu'il s'échappe de la plante.

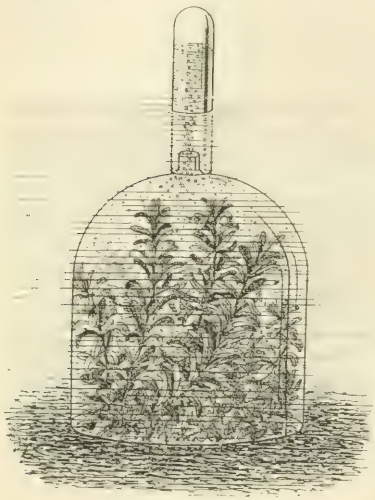


Fig. 723. — Elodée du Canada, réduite au tiers, dégageant de l'oxygène à la lumière.

Une Cornille submergée (*Ceratophyllum submersum*), qui végète à la lumière dans une eau préalablement agitée avec de l'éther ou du chloroforme, ou dans laquelle on a déposé une éponge imbibée de ces anesthésiques, dégage sensiblement le même nombre de bulles d'oxygène après deux heures d'anesthésie qu'avant l'expérience. Au bout de vingt et une heures, le nombre de bulles est réduit au dixième, et le dégagement cesse entièrement au bout de vingt-cinq heures et demie.

Dans des essais de ce genre, il est indispensable, une fois l'expérience terminée, de vérifier que les plantes anesthésiées, préalablement lavées à grande eau, assimilent de nouveau l'anhydride carbonique à la lumière, comme à l'état normal ; car les anesthésiques exercent à la longue une *action nocive*, même à dose relativement faible.

Ainsi, l'Elodée du Canada cesse de dégager des bulles après une heure et quart environ de séjour dans l'eau chloroformée ; mais, reportée ensuite dans l'eau pure après un lavage préalable, elle n'émet pas davantage d'oxygène, ce qui atteste un état pathologique, qu'accuse d'ailleurs la décoloration partielle de la plante.

On voit que, employés avec ménagement, les anesthésiques donnent le moyen de *séparer, chez les plantes vertes insolées, le phénomène de l'assimilation chlorophyllienne du phénomène contraire de la respiration.*

L'intensité de la respiration n'est d'ailleurs pas sensiblement modifiée par l'anesthésie, comme le prouve la comparaison de deux lots de plante, aussi semblables que possible, et placés à l'obscurité, l'un dans l'air pur, l'autre dans un même volume d'air éthéré : l'absorption de l'oxygène et le dégagement de l'anhydride carbonique restent les mêmes de part et d'autre.

Avant d'analyser l'air éthéré, on se débarrasse préalablement de l'éther au moyen de l'acide sulfurique.

Volume total d'anhydride carbonique décomposé et volume total d'oxygène produit. — On a déjà fait remarquer p. 570 que les volumes d'anhydride carbonique *absorbé* et d'oxygène *dégagé* par la plante pendant un certain temps n'expriment pas les volumes entiers de ces deux gaz, mis en jeu par l'action chlorophyllienne.

En effet, la plante ne décompose pas seulement le volume d'anhydride carbonique V_{co^2} qu'elle puise dans l'air ambiant, mais encore, et avant tout, le volume $v_{(co^2)}$ qu'elle engendre par sa respiration : de même, elle n'élabore pas seulement le volume $V_{(o)}$ d'oxygène qu'elle dégage, mais encore le volume $v_{(o)}$ qu'elle prélève, au fur et à mesure qu'elle le produit, pour l'entretien de sa respiration. Les termes $V_{(o)}$ et $V_{(co^2)}$ n'expriment, en d'autres termes, que la *résultante* de l'action chlorophyllienne et de l'action respiratoire.

En réalité, la plante a *décomposé*, en tout, $V_{co^2} + v_{(co^2)}$ d'anhydride carbonique, et elle a *produit*, en tout, $V_{(o)} + v_{(o)}$ d'oxygène, pendant le temps considéré ; mais elle n'a *absorbé* que $V_{(co^2)}$ et elle n'a *dégagé* que $V_{(o)}$.

Le *rapport chlorophyllien total* est donc :

$$\frac{V_{(o)}}{V_{co^2}} = \frac{V_{(o)} + v_{(o)}}{V_{co^2} + v_{(co^2)}}.$$

Pour déterminer les volumes $V_{(o)}$ et $V_{(co^2)}$, qui expriment ainsi l'action chlorophyllienne *totale*, on a recours, faute de pouvoir supprimer la respiration dans la plante active, à l'une des deux méthodes suivantes.

1° *Méthode des anesthésiques.* — Les anesthésiques, on l'a vu plus haut, suppriment l'assimilation chlorophyllienne,

sans modifier sensiblement la respiration, du moins lorsqu'ils agissent à dose faible.

Deux lots, de poids égal, d'une même plante sont placés à l'obscurité dans des récipients de même capacité, contenant l'un de l'air éthéré, l'autre de l'air pur (fig. 716). Au bout d'une ou deux heures, on procède dans chaque récipient à une petite prise de gaz que l'on analyse, pour s'assurer que la composition de l'air et, par suite, la respiration sont bien restées les mêmes de part et d'autre.

Cette condition initiale étant satisfaite, on expose les deux récipients à la lumière : quelques heures après, on procède à une nouvelle analyse.

La différence d entre les volumes d'anhydride carbonique des deux appareils représente évidemment la *totalité* de ce gaz, assimilée par la plante sans éther, et pareillement la différence d' entre les volumes d'oxygène correspond à la *totalité* de l'oxygène produit.

On a donc les éléments de l'action chlorophyllienne totale :

$$\frac{V_{(o)}}{V_{(co^2)}} = \frac{d'}{d}.$$

2° *Exposition successive à l'obscurité et à la lumière.* — Ici, on détermine d'abord l'intensité de la respiration d'un lot de plante à l'obscurité, c'est-à-dire les volumes $v_{(o)}$ et $v_{(co^2)}$ d'oxygène absorbé et d'anhydride carbonique exhalé pendant un certain temps. Puis on expose la même plante à l'air atmosphérique et à la lumière, pendant le même temps, ce qui donne, par variation dans la composition de l'air, les éléments $V_{(o)}$ et $V_{(co^2)}$ du rapport résultant. Il n'y a plus alors qu'à y ajouter respectivement les volumes $v_{(o)}$ et $v_{(co^2)}$ relatifs à la respiration, pour obtenir les volumes $V_{(o)}$ et $V_{(co^2)}$, mis en jeu par l'action chlorophyllienne seule.

Toutefois, il faut remarquer qu'à la lumière, la respiration de la plante n'est pas aussi intense qu'à l'obscurité. Chez les plantes sans chlorophylle (Champignons,..), la diminution de volume des gaz échangés à la lumière varie de $\frac{1}{20}$ à $\frac{1}{3}$, selon les espèces, soit de $\frac{1}{n}$. Les volumes $v_{(o)}$ et $v_{(co^2)}$, mesurés à l'obscurité, doivent donc être diminués respectivement de $\frac{v_{(o)}}{n}$ et de $\frac{v_{(co^2)}}{n}$, ce qui donne en définitive, pour l'action chlorophyllienne totale :

$$V_{(o)} = V_{(o)} + v_{(o)} - \frac{v_{(o)}}{n} = V_{(o)} + \frac{v_{(o)}(n-1)}{n}$$

$$V_{(co^2)} = V_{(co^2)} + v_{(co^2)} - \frac{v_{(co^2)}}{n} = V_{(co^2)} + \frac{v_{(co^2)}(n-1)}{n}.$$

Résultats. — Les recherches précédentes conduisent à ce

résultat que le *volume total d'oxygène produit* par la plante est, dans presque toutes les espèces, *supérieur au volume total d'anhydride carbonique assimilé ;* qu'en d'autres termes, le rapport chlorophyllien vrai est supérieur à l'unité.

$$\frac{V_{(o)}}{V_{(co^2)}} > 1.$$

On a trouvé : pour le Tilleul, 1 ; pour le Marronnier, 1,06 ; pour le Tabac, 1,12 ; pour le Houx, 1,24.

Echanges gazeux dans une lumière d'intensité croissante. — Ainsi donc, si une plante verte dégage de l'oxygène, c'est que l'intensité de la lumière est assez grande pour donner au phénomène de l'assimilation chlorophyllienne une valeur supérieure au phénomène inverse de la respiration.

Si, au contraire, elle absorbe de l'oxygène et exhale de l'anhydride carbonique, c'est que la lumière est d'intensité trop faible pour lui permettre d'assimiler tout l'anhydride carbonique issu de sa respiration, et à plus forte raison d'en puiser dans l'air ambiant.

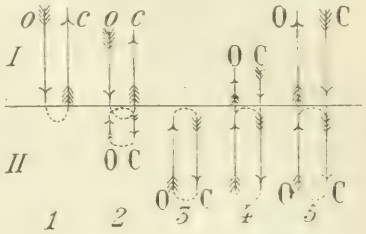


Fig. 724. — Échanges gazeux d'une plante verte, qui passe de l'obscurité (*1*) à la pleine lumière (*5*). — I, atmosphère. — II, plante ; *o*, oxygène de respiration, puisé dans l'air ; *c*, anhydride carbonique dégagé ; *O*, oxygène produit par la plante ; *C*, anhydride carbonique décomposé.

a) Donc, en considérant une plante, qui passe de l'obscurité complète (fig. 724, *1*) à une lumière de plus en plus vive (*2* à *5*), la température étant convenable et constante, on voit qu'à l'obscurité, où le phénomène respiratoire s'exerce seul, tout l'oxygène, nécessaire aux combustions, est emprunté à l'air ambiant (fig. 724, I, *o*), et que tout l'anhydride carbonique (I, *c*), qui procède de ces mêmes combustions, y est rejeté. Il y a, dans ce cas, *perte continue de carbone*.

A une lumière faible (*2*), comme celle de l'aurore, une partie de l'anhydride carbonique de respiration (II, C) est assimilée, ce qui donne lieu à une production corrélative d'oxygène (II, O). Désormais, la plante emprunte de moins en moins d'oxygène (*o*) au milieu ambiant, puisqu'elle en produit de plus en plus, à mesure que la lumière gagne en inten-

sité, et elle y exhale de moins en moins d'anhydride carbonique (*c*), puisqu'elle en assimile de plus en plus.

L'intensité lumineuse, augmentant toujours, peut devenir telle (*3*) que la plante assimile juste son anhydride carbonique de respiration et que l'oxygène, né au cours de cette assimilation, se trouve entièrement consommé par elle pour sa respiration. Dans ces conditions, aucun échange gazeux ne s'effectue plus entre la plante et l'atmosphère : l'assimilation de l'anhydride carbonique contre-balance exactement la respiration; il n'y a *ni gain, ni perte de carbone*. C'est ce qui a lieu sensiblement au moment du crépuscule.

Pour une intensité lumineuse plus élevée encore (*4*), le phénomène chlorophyllien dépasse dans ses effets le phénomène respiratoire, et dès lors la plante puise, au dehors, de l'anhydride carbonique, qu'elle assimile, en même temps que celui de sa respiration. Produisant alors trop d'oxygène, elle dégage la portion de ce gaz qui ne lui est pas nécessaire pour ses combustions intimes. Désormais, l'absorption d'anhydride carbonique et le dégagement d'oxygène seront d'autant plus actifs que la lumière se rapprochera davantage de l'optimum d'intensité (*5*), savoir, celle de la lumière solaire directe pour la généralité des plantes de grande culture. Dans ces deux cas (*4*, *5*), il y a *gain de carbone*.

Quand l'optimum d'intensité lumineuse est atteint, la plante réalise le gain maximum de carbone, non seulement parce qu'alors l'assimilation de l'anhydride carbonique est la plus active, mais encore parce que la respiration subit, du fait même de cette lumière plus intense, une dépression plus marquée qu'aux intensités moindres.

L'émission d'oxygène, qui est alors, elle aussi, maximum, représente en fait une perte pour la plante, comparable à la chaleur animale résiduelle, qui, dans les muscles en activité, tend à élever la température au-dessus du degré normal.

b) Aux phases successives de sa végétation, la plante passe, comme aux diverses heures d'une journée d'été, par la série des vicissitudes qui viennent d'être définies.

C'est ainsi que, pendant la période de germination, consacrée à l'organisation de la plante, notamment à l'achèvement des corps chlorophylliens, et caractérisée en outre par une respiration très active, il peut se faire qu'il y ait émission d'anhydride carbonique pendant le jour, même en pleine lumière. La plantule en voie de verdissement perd alors jour et nuit

du carbone ; sa masse sèche va en diminuant (v. *Graine*).

A l'âge adulte, surtout pendant l'été, c'est au contraire l'assimilation chlorophyllienne qui prédomine sur la respiration, et le gain quotidien devient maximum pendant les jours où la plante est soumise le plus longuement à la pleine lumière du soleil et où les nuits, exclusivement consacrées aux échanges respiratoires, sont les plus courtes. Mais il suffit d'une journée moins chaude et couverte, pour que le gain de carbone, réalisé pendant la période diurne précédente soit compensé, et même au delà, par la perte nocturne suivante due à la respiration : la végétation demeure alors stationnaire.

C'est en définitive à la prépondérance de l'assimilation du carbone (et par suite aussi de l'assimilation des autres aliments) sur la respiration, que la plante doit d'accroître progressivement la masse sèche de son corps, parfois dans de si énormes proportions, puis de fleurir et de fructifier.

L'assimilation de l'anhydride carbonique est corrélative d'une production d'amidon. — En même temps que la plante absorbe de l'anhydride carbonique et émet de l'oxygène, les chloroleucites transforment le carbone de ce gaz en composés organiques, capables d'être ensuite assimilés par le protoplasme incolore : c'est proprement en cette action que consiste l'assimilation chlorophyllienne du carbone.

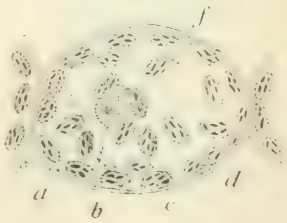


Fig. 725. — Cellule du parenchyme lacuneux de la feuille. — *a*, membrane ; *b*, noyau ; *c*, chloroleucites avec amidon ; *d*, *id.*, en voie de bipartition ; *f*, protoplasme et suc (gr. : 1000).

Parmi les composés organiques qui prennent ainsi naissance au cours de l'assimilation, il en est un qui se constitue à l'état figuré dans les corps chlorophylliens mêmes : c'est l'*amidon* (fig. 725). Sauf de très rares exceptions, en effet, les corpuscules verts d'une plante, soumise à l'action de la lumière, accumulent dans les mailles de leur substratum protéique de petits granules amylacés, bleuissables par l'eau iodée (p. 105).

Le lien de cause à effet entre l'anhydride carbonique assimilé et l'amidon produit résulte nettement des faits suivants.

1° *Sans lumière, pas d'amidon dans les corps chlorophylliens.* — On sait que, dans les Spirogyres qui végètent à la

lumière, les rubans chlorophylliens renferment toujours, autour des pyrénoïdes, qui sont de nature albuminoïde, une couronne de granules amylacés (fig. 722, *a*).

Or, le séjour de la plante à l'obscurité entraîne la résorption progressive, et finalement, au bout de deux jours par exemple, la disparition complète de cette réserve. Mais il suffit d'exposer de nouveau à la lumière solaire les plantes ainsi privées d'amidon, pour qu'au bout de quelques minutes, dans une eau riche en anhydride carbonique, ces granules amylacés se reconstituent : il en est de même au bout d'une demi-heure environ, si l'on se sert d'une lampe à pétrole.

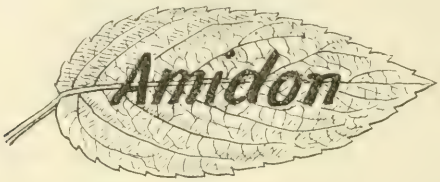


Fig. 726. — Feuille verte, non isolée de la plante, couverte d'une lame d'étain, dans laquelle on a ajouré le mot *amidon*, et exposée ainsi à la lumière. Cette feuille, traitée plus tard par l'eau iodée, s'est colorée en bleu foncé seulement au niveau du mot *amidon*.

On peut ainsi faire apparaître et disparaître à volonté les grains d'amidon des chloroleucites des Spirogyres, par une simple alternance d'insolation et d'obscurcissement. Remarquons toutefois que, chez les autres plantes, la résorption à l'obscurité est loin de s'effectuer avec la même rapidité que chez les Spirogyres.

Pareillement, une feuille intacte, couverte d'une lame d'étain, dans laquelle on a ajouré, par exemple, le mot *amidon* (fig. 726), ne produit d'amidon à la lumière que dans la région éclairée. En traitant ensuite la feuille par l'eau iodée, la zone amylifère apparaît en bleu foncé sur le fond vert de l'organe.

2° *Sans anhydride carbonique, pas d'amidon chlorophyllien.* — Dans une atmosphère limitée, privée d'anhydride carbonique par la potasse, une plante verte cesse de produire de l'amidon et de l'oxygène, bien qu'exposée à la lumière : en outre, elle épuise plus ou moins entièrement la réserve amylacée que contenaient déjà ses corps chlorophylliens.

Dans ces conditions, ce n'est pas seulement l'anhydride carbonique de l'atmosphère intérieure, qui est absorbé par la potasse, mais encore la majeure partie de celui qui provient de la respiration de la plante, cette dernière ne pouvant le réassimiler assez vite. La plante se trouve ainsi, à peu de chose près, dépourvue d'aliment carboné minéral.

3° *L'accroissement de pression de l'anhydride carbonique favorise l'amylogénèse.* — Quelques espèces (Ail, Asphodèle, Laitue) n'élaborent pas d'amidon dans leurs corps chlorophylliens au cours de leur végétation normale. Or, dans une atmosphère qui renferme de 5 à 8 p. 100 d'anhydride carbonique, où l'assimilation acquiert sa valeur optimum, elles se comportent comme les plantes ordinaires, c'est-à-dire produisent des granules amylacés dans leurs chloroleucites.

Pareillement, dans les plantes ordinaires, la production d'amidon augmente avec la pression de l'anhydride carbonique ambiant, jusqu'à un optimum d'environ 8 p. 100. Avec 8 p. 100 d'anhydride carbonique, l'amylogenèse peut être quatre ou cinq fois plus active que dans l'air atmosphérique.

Fig. 727. — Coralline officinale. Floridée calcifiée (grand. nat.).

De tout ce qui précède, on doit conclure que l'amidon qui naît dans les corps chlorophylliens à la lumière est un produit de l'assimilation du carbone de l'anhydride carbonique, de même que l'oxygène dégagé.

Incrustations calciques des plantes aquatiques : dissociation du bicarbonate de calcium. — Certaines plantes aquatiques (Chara, Elodée, fig. 723, Cornifle, fig. 737, Cladophore) sont couvertes d'un revêtement de carbonate de calcium plus ou moins épais, alors que d'autres espèces (Spirogyre, Zygnème, fig. 162), en sont entièrement dépourvues.

Cette calcification, si développée dans la Coralline (Algue rose marine, fig. 727), au point que la consistance de la plante en devient ferme, n'est pas due à une excrétion, comme chez quelques plantes terrestres (fig. 243) ; elle est la conséquence de *l'assimilation de l'anhydride carbonique du bicarbonate de calcium*, contenu dans l'eau ambiante.

Pour le vérifier, on constitue une dissolution de ce bicarbonate, en faisant passer un courant d'anhydride carbonique pur dans de l'eau de

chaux, puis un courant d'air pour chasser l'excès de gaz; un litre de cette dissolution renferme environ un gramme de bicarbonate.

Or, l'Elodée (fig. 723), la Cornille (fig. 737), s'y couvrent en quelques jours de petits cristaux rhomboédriques de carbonate de calcium, à condition d'être exposées au soleil; à la simple lumière diffuse, il ne s'en dépose que très peu. Le bicarbonate de magnésium peut aussi être dissocié par ces plantes.

Il en est de même encore du bicarbonate de sodium. Dans une solution à 0,1 p. 100 de ce sel, le dégagement de bulles d'oxygène est très actif au soleil, tandis qu'il diminue rapidement dans l'eau pure, ou dans l'eau modérément pourvue d'anhydride carbonique. Après dix jours de végétation dans cette dissolution, les mouvements protoplasmiques s'exercent activement, comme dans la plante normale (p. 39).

Ce qui prouve bien que le bicarbonate a été ramené à l'état de carbonate neutre de sodium, à la suite de l'assimilation de l'anhydride carbonique, c'est la coloration rose qu'acquiert la phénolphtaléine (p. 142) en présence de la solution; c'est aussi le bleuissement du tournesol rouge. Du reste, en présence du bicarbonate de sodium, et sans anhydride carbonique libre, les plantes, préalablement privées d'amidon par un séjour à l'obscurité, produisent de nouveau cet hydrate de carbone, ce qui n'aurait pas lieu avec l'eau seule.

Il va de soi que, dans les cas où l'eau vient à s'évaporer, la calcification de la plante est en partie la conséquence de la dissociation purement chimique du bicarbonate de calcium; c'est ce qui a lieu par exemple pour les plantes des tourbières.

II. — THÉORIE DE L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE

Il reste maintenant à interpréter les faits d'observation ou d'expérience précédemment exposés et à les constituer en un corps de doctrine ou théorie de l'action chlorophyllienne.

Parmi ces faits, les plus importants sont les suivants :

1° Le volume *total* d'oxygène produit par la plante verte est d'ordinaire supérieur au volume *total* d'anhydride carbonique assimilé pendant le même temps (p. 583);

2° L'assimilation de l'anhydride carbonique est accompagnée, non seulement de la production d'oxygène, mais encore d'amidon, produit visible de cette assimilation;

3° En l'absence d'anhydride carbonique, il n'y a, ni émission d'oxygène, ni élaboration d'amidon (à moins que la plante ne renferme des réserves, telles que du sucre, susceptibles de donner naissance à ce composé, p. 593).

Hypothèse de la décomposition de CO^2 ; origine aldéhydique de l'amidon. — Le premier des résultats précédents, et surtout la considération du seul rapport chlorophyllien résul-

tant, qui est sensiblement égal à l'unité (p. 570), tend à faire admettre que l'assimilation de l'anhydride carbonique est précédée d'une dissociation de ce gaz dans la cellule verte.

Théoriquement, cette dissociation peut être *totale* ou *partielle*.

a) Dans le cas de la décomposition totale, on aurait :

$$CO^2 = C + O^2,$$

chaque molécule d'anhydride carbonique fournissant de la sorte une molécule d'oxygène, qui se dégagerait ; cela correspondrait bien à l'unité pour la valeur du rapport résultant.

Quant au carbone, il se combinerait aussitôt, à l'état naissant, aux éléments de l'eau pour donner un hydrate de carbone, l'amidon :

$$C^6 + 5H^2O = C^6H^{10}O^5.$$

b) Dans le cas de la décomposition partielle, on aurait :

$$CO^2 = CO + O.$$

Cette réaction mettrait en liberté la moitié seulement du volume d'oxygène dégagé. L'autre moitié proviendrait d'une décomposition d'eau, solidaire de celle de l'anhydride carbonique, l'hydrogène né de cette décomposition se fixant au fur et à mesure sur l'oxyde de carbone naissant, pour constituer de l'aldéhyde formique (COH^2). Par polymérisation, cette aldéhyde donnerait lieu ensuite à un hydrate de carbone, du glucose, par exemple, qui effectivement prend naissance dans les feuilles de la plupart des plantes vertes en cours d'assimilation, et ce glucose, enfin, par déshydratation, se constituerait à l'état d'amidon dans les corps chlorophylliens.

On aurait donc successivement :

$$\begin{array}{ccc} CO^2 & = & CO + O \\ H^2O & = & H^2 + O \\ \hline CO^3H^2 & = & COH^2 + O^2 \\ \text{Acide carb. hydraté.} & & \text{Aldéhyde formique.} \quad \text{Oxygène dégagé.} \end{array}$$

$$(COH^2)^6 = \underset{\text{Glucose.}}{C^6H^{12}O^6}. \qquad C^6H^{12}O^6 - H^2O = \underset{\text{Amidon.}}{C^6H^{10}O^5}.$$

On voit que tout se passe ici comme si une molécule d'acide

carbonique hydraté CO^3H^2 était décomposée en aldéhyde formique et en oxygène.

c) On a émis, d'autre part, d'accord avec des faits purement chimiques, l'hypothèse d'une décomposition de ce même acide carbonique (CO^3H^2), qui existe en dissolution dans le suc de la plante, en acide percarbonique hydraté et en aldéhyde formique, l'acide percarbonique se décomposant ensuite à son tour pour fournir la molécule d'oxygène dégagé : ce qui donnerait :

$$3\ CO^3H^2 = 2\ CO^4H^2 + CH^2O \qquad (1)$$
$$2\ CO^4H^2 = 2\ CO^2 + 2\ H^2O + O^2 \qquad (2)$$

On voit que, sur trois molécules d'anhydride carbonique qui interviennent sous forme d'acide hydraté dans l'équation (1), deux sont reconstituées, dans l'équation (2), et c'est encore, par conséquent, une molécule de ce gaz qui assure le départ d'une molécule d'oxygène.

Remarque. — Il importe de constater ici que, dans ces interprétations, on prend comme base les échanges gazeux qui se produisent entre la plante et l'atmosphère, c'est-à-dire la résultante des phénomènes chlorophyllien et respiratoire, et non, comme il convient, le phénomène chlorophyllien total. Aussi bien, se préoccupe-t-on simplement, dans le processus que l'on invoque, de faire produire à la plante un volume d'oxygène égal au volume d'anhydride carbonique qu'elle absorbe.

Or, il est presque constant que le volume total d'oxygène élaboré est supérieur, parfois notablement, au volume d'anhydride carbonique assimilé pendant le même temps : en sorte que, de toute nécessité, il faut trouver, pour l'excès d'oxygène engendré, une source autre que l'anhydride carbonique : ce dernier gaz ne renferme en effet que son propre volume d'oxygène. Cette source complémentaire d'oxygène est-elle représentée par de l'eau ou par les nitrates de la sève brute ? Cette dernière alternative paraît probable (p. 591).

Quant aux transformations invoquées, dans ce qui précède, pour expliquer la production de l'amidon, à partir de l'anhydride carbonique, elles sont des plus hypothétiques.

Influence de l'aldéhyde formique sur l'amylogénèse — On a cherché à appuyer de faits expérimentaux la théorie d'après laquelle le carbone de l'anhydride carbonique passe transitoirement à l'état d'aldéhyde formique, au cours de son assimilation.

A cet effet, on nourrit des plantes vertes, non pas directement avec ce dernier composé, qui est très toxique, mais avec une combi-

naison capable de produire facilement cette aldéhyde par dédoublement et on observe ses effets sur l'amylogénèse.

L'aldéhyde formique libre étant toxique, même en solution étendue, il faut admettre déjà que, si ce composé prend naissance au cours de l'assimilation chlorophyllienne, c'est à titre tout à fait transitoire, et qu'aussitôt formé, il se trouve converti en amidon.

On peut employer l'oxyméthylsulfite de sodium, qui renferme l'aldéhyde formique en puissance, puisque, déjà à une température peu élevée, il lui donne naissance en se décomposant :

$$CH^2O(SO^3HNa) = CH^2O + SO^3HNa.$$

Or, en solution très étendue, à la dose de $\frac{5}{10000}$ par exemple, ce corps *favorise nettement l'amylogénèse*. Un lot de Spirogyres, dont la solution nutritive purement minérale a reçu cet aliment supplémentaire, conserve à l'obscurité une assez grande quantité d'amidon, alors qu'un lot témoin, qui végète dans la seule solution minérale, en est bientôt dépourvu. L'amylogénèse se poursuit même très activement dans une atmosphère dépourvue d'anhydride carbonique, à condition toutefois que la plante soit exposée à la lumière; mais alors il n'y a plus émission d'oxygène.

En ce qui concerne, d'autre part, la transformation du glucose en amidon, à supposer que l'aldéhyde formique se convertisse préalablement en sucre, on sait que des plants étiolés de Haricot d'Espagne, dépourvus d'amidon dans leurs xantholeucites par suite même de leur séjour à l'obscurité, produisent des grains amylacés, lorsqu'on plonge leurs tiges ou leurs feuilles, préalablement sectionnées, dans une solution de sucre, cela en l'absence de lumière. Il en est de même pour une plante verte ou étiolée, exposée dans ces conditions à la lumière, dans une atmosphère dépourvue d'anhydride carbonique.

Il semble donc permis d'admettre que le dédoublement précité de l'oxyméthylsulfite s'opère effectivement au sein de la plante, et que l'aldéhyde formique passe aussitôt à l'état de glucose, puis d'amidon.

Origine albuminoïde de l'amidon. — Ce qui diminue la valeur théorique générale de ce fait expérimental d'amylogénèse, c'est la possibilité de substituer à l'oxyméthylsulfite de sodium les composés les plus divers, sans entraver le phénomène. L'alcool méthylique, le glycol, la glycérine, le saccharose, le glucose, la mannite, etc., peuvent provoquer la formation d'amidon, tout aussi bien que le corps précédent. On peut en dire autant des principes albuminoïdes de réserve, au cours de la germination des graines (v. *Germination*).

D'autre part, dans une atmosphère privée d'anhydride carbonique, et à la lumière, de l'amidon prend naissance dans les feuilles du Sédum (*Sedum spectabile*), sans doute aux dépens des acides organiques, très abondants, comme l'on sait (p. 149), dans ces plantes grasses; ce qui montre, ainsi qu'il résulte déjà de l'expérience précédente, relative au sucre, que la production de l'amidon n'est pas nécessairement liée à une assimilation actuelle d'anhydride carbonique.

Remarquons, en outre, que, dans les cas d'amylogénèse active, il n'est

pas rare que les *grains d'amidon*, en s'accroissant, *se substituent* plus ou moins complètement *aux corps chlorophylliens* qui leur ont donné naissance, par exemple dans le péricarpe des Légumineuses (Pois, Haricot, fig. 728). Le fruit jeune de ces plantes renferme, en effet, des chloroleucites nets (2), sans amidon; plus tard des grains amylacés s'y déposent et s'accroissent si bien que la masse verte des chloroleucites finit par disparaître à peu près entièrement (4) : le fruit est alors jaunâtre ou décoloré, et bourré d'amidon. Cette réserve est appelée à disparaître ensuite pendant la phase dernière de la maturation du fruit (5).

Comment ne pas admettre ici que la substance amylacée provient, non d'une simple combinaison du carbone de l'anhydride carbonique

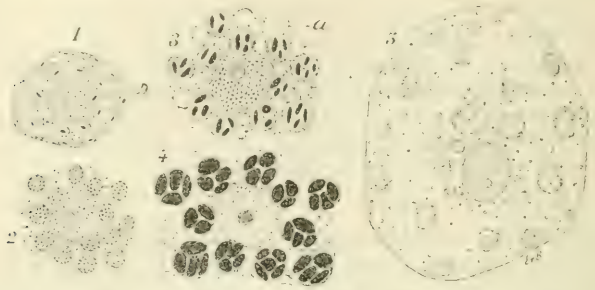


Fig. 728. — Évolution des chloroleucites dans le péricarpe du Haricot (gr. : 1000). — *1*, cellule du fruit jeune (1 cm.), avec leucites peu distincts et pourvus d'un peu d'amidon formateur; *2*, fruit de 4 cm. ; chloroleucites nets sans amidon; *3*, fruit de 9-10 cm. ; chlor. avec amidon de nouvelle formation ; *4*, fruit décoloré, très riche en amidon; *5*, fruit en voie de dessiccation ; leucites peu apparents, sans amidon.

avec les éléments de l'eau, telle par exemple que l'aldéhyde formique, mais de la décomposition même, d'une sorte de *sécrétion* des corps chlorophylliens, d'où procèdent nécessairement aussi, indépendamment de l'amidon, des principes azotés solubles, qui se diffusent au fur et à mesure dans le parenchyme vert?

C'est dire que le carbone de l'anhydride carbonique, — qu'il y ait ou non, car on l'ignore, décomposition préalable de ce gaz dans la cellule verte, — se trouve d'abord *incorporé à la substance albuminoïde des chloroleucites*, solidairement avec les principes essentiels de la sève brute (nitrates, p. 595) ; car ceux-ci disparaissent, comme tels, à mesure qu'ils arrivent aux feuilles. Et ce n'est qu'à la suite de ce vaste travail de synthèse organique, portant sur la totalité de l'aliment minéral, ce que l'on peut nommer l'*assimilation chlorophyllienne totale*, que naît l'amidon, par dédoublement des principes protéiques ainsi engendrés.

Et il suffit, dès lors, que les corps chlorophylliens cessent d'assimiler l'*aliment total* dans la mesure où leur propre substance se décompose, pour que les grains d'amidon se substituent petit à petit à cette dernière, par une sorte de *fonte*, comparable à celle par laquelle la graisse prend naissance dans les cellules animales, ou encore l'huile essentielle dans le péricarpe du Citronnier (p. 198).

Si cette interprétation des faits renferme des éléments de vérité, l'amylo-

génèse doit cesser, non seulement en l'absence d'anhydride carbonique dans le milieu ambiant, mais encore en l'absence de tout élément essentiel, indispensable à la constitution de la substance des corps chlorophylliens, ce qui est précisément le cas pour le potassium.

Et en effet, des cultures de Spirogyres, riches en amidon, cessent de produire cet hydrate de carbone, dès que la solution nutritive dans laquelle elles végètent ne renferme plus de sels potassiques ; de plus, elles consomment rapidement la réserve qu'elles avaient jusqu'alors emmagasinée dans leurs rubans chlorophylliens, cela malgré le libre accès de la lumière et de l'anhydride carbonique.

Résumé. — En résumé, il y a lieu de considérer les corps chlorophylliens — on y reviendra tout à l'heure à propos des nitrates (p. 596), — comme les *instruments de l'assimilation totale de l'aliment*, c'est-à-dire de la métamorphose des principes alimentaires minéraux en principes protoplasmiques, bien plutôt que les instruments d'une simple fixation de carbone carbonique à l'état d'hydrate (amidon, sucre).

Quant à l'oxygène dégagé au cours de cette synthèse, il est impossible de dire, dans l'état actuel de la science, s'il provient d'une décomposition préalable de l'anhydride carbonique, et, dans ce cas, nécessairement aussi (p. 592), pour une part, de quelque autre corps riche en oxygène (nitrates....), ou bien s'il naît, lui aussi, comme l'amidon, de la décomposition même des principes protéiques que la chlorophylle a pour rôle direct d'élaborer.

Au fond, dans cette question éminemment complexe de l'assimilation, un seul fait reste certain : c'est la fixation solidaire du carbone carbonique et de l'azote nitrique ou ammoniacal, même du soufre et du phosphore des sulfates et phosphates (p. 597), par les corpuscules chlorophylliens à la lumière, et l'émission corrélative d'oxygène.

III. — ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE DES NITRATES ET DES SELS AMMONIACAUX

Nous résumons ici les données, encore bien incomplètes, relatives à l'assimilation de l'azote nitrique et ammoniacal par les tissus verts, assimilation grâce à laquelle cet azote minéral passe à l'état de combinaisons organiques, telles que les amides (asparagine), les glucosides (amygdaline), les alcaloïdes, enfin les albuminoïdes (caséine, lécithine), autant de produits *primordialement élaborés par la feuille*.

1° Faits relatifs à l'assimilation des sels azotés. — 1° Un point important, à cet égard, est que les *nitrates disparaissent activement dans les feuilles au soleil* (Betterave), tandis *qu'ils s'y accumulent à l'obscurité*, ainsi du reste que dans les organes normalement soustraits à l'influence de la lumière (racine,...). Ce fait témoigne de la solidarité de l'assimilation de l'azote nitrique et de celle du carbone carbonique.

Dans le parenchyme vert des feuilles, les nitrates de potassium et de calcium, qu'y apporte la sève brute, se trouvent en présence de divers acides organiques, notamment les acides oxalique, tartrique, malique, issus de l'activité assimilatrice de l'organe et probablement engendrés, comme l'amidon, au cours du dédoublement des principes albuminoïdes des chloroleucites. Le dédoublement purement chimique de l'albumine par la baryte montre, du reste, que des acides organiques (acide aspartique,...) peuvent se constituer, en même temps que des substances amidées, etc., aux dépens de semblables principes.

En présence de l'acide oxalique ou de l'oxalate de potassium, par exemple, le nitrate de calcium perd son métal sous la forme insoluble d'oxalate calcique, sel des plus fréquents dans la cellule végétale ; l'acide oxalique, qui tend à exercer, comme l'on sait (p. 148), une action toxique sur le protoplasme, se trouve de la sorte immobilisé. Quant à l'acide nitrique, il est nécessairement engagé dans de nouvelles transformations, au fur et à mesure qu'il est isolé ; car on ne le rencontre pas à l'état libre dans la plante.

Le nitrate de potassium, lui, donne lieu de la même manière à une production partielle d'oxalate de potassium, sel soluble, et d'acide azotique libre.

2° Que devient ensuite l'acide nitrique, mis en liberté ? Subit-il une réduction, d'où naîtrait la portion d'oxygène que la décomposition de l'anhydride carbonique, même supposée totale, est impuissante à fournir (p. 592), et l'azote passe-t-il alors seulement à l'état de composés organiques (amides,...) ? Une semblable transformation paraît probable.

Toujours est-il que l'expérience montre que, chez les végétaux verts, l'*assimilation des nitrates exige la présence de la chlorophylle et l'intervention de la radiation solaire*, comme l'assimilation de l'anhydride carbonique. Des tiges étiolées de Morelle tubéreuse (Pomme de terre), des feuilles blanches d'Orme panaché, etc., plongées par leur base dans une solu-

tion nutritive, n'assimilent pas sensiblement les nitrates, tandis que cette assimilation devient très active dans les mêmes organes verts, exposés à la lumière.

Sous un écran de bichromate de potassium ou de sulfate de quinine, l'assimilation nitrique cesse, tandis qu'elle reste active sous un écran de sulfate de cuivre : ce sont donc les radiations ultraviolettes, qui assurent l'incorporation de l'azote nitrique à des composés organiques.

Contrairement aux nitrates, les *sels ammoniacaux n'exigent pas, pour être assimilés, l'intervention de la chlorophylle ;* ils sont directement incorporés à la cellule par les seules forces protoplasmiques. Même, les feuilles blanches des plantes panachées (Orme, Erable,...) fixent mieux ce genre de sels que les feuilles vertes.

D'autre part, il est constaté que les feuilles vertes, immergées par leur base dans une solution nutritive dont le seul aliment azoté est un nitrate, *s'enrichissent transitoirement en sels ammoniacaux*, au cours de l'assimilation. Ce fait tend à prouver la réalité de la *réduction des nitrates* au sein de la plante, préalablement à l'incorporation de leur azote à des principes organiques.

2° Théorie ; synthèse des Albuminoïdes. — On peut concevoir de deux manières la synthèse chlorophyllienne des principes albuminoïdes, cet aboutissement de l'activité assimilatrice de la feuille : la synthèse *indirecte* et la synthèse *directe*.

1° Dans la *synthèse indirecte*, on admet, comme phénomène préparatoire, la production d'hydrates de carbone (amidon, sucre), aux dépens du carbone de l'anhydride carbonique, et, comme phénomène consécutif essentiel, la réaction encore inconnue de l'acide nitrique ou des sels ammoniacaux sur ces principes organiques, d'où résulteraient des composés du genre des glucosides, amides, etc., si répandus dans les végétaux. Ceux-ci à leur tour s'uniraient ensuite entre eux pour constituer les principes albuminoïdes, que renferme toute cellule vivante.

2° Dans la *synthèse directe*, ce seraient les matières albuminoïdes, qui se constitueraient d'abord par l'assimilation chlorophyllienne totale ; tandis que les hydrates de carbone, notamment l'amidon inclus dans les corps chlorophylliens, ainsi que les principes azotés solubles (amides...), proviendraient ultérieurement de dédoublements ou d'oxydations de ces principes protéiques, sans que la chlorophylle ait nécessairement à intervenir dans cette genèse, autrement dit, par simple action protoplasmique.

On a vu déjà plus haut (p. 593) quels arguments militent en faveur de l'origine albuminoïde, c'est-à-dire indirecte, de l'amidon. La notion de la production de composés organiques azotés par le même mécanisme

n'est pas moins acceptable. La décomposition des albuminoïdes serait alors comparable, par exemple, à l'hydratation diastasique, par laquelle l'amygdaline, glucoside azoté des feuilles du Laurier-cerise, se décompose en hydrure de benzoïle, acide cyanhydrique et glucose (p. 93). Du reste, dans le Pangium comestible (*Pangium edule*), l'acide cyanhydrique paraît exister dans la feuille à l'état libre, accompagné de glucose, et sa production a été reconnue indépendante de la lumière.

Si l'on se rappelle, d'autre part, qu'en présence des agents oxydants, les matières albuminoïdes donnent, indépendamment des amides et des acides organiques, des composés cyanés, tels que les nitriles (éthers cyanhydriques), notamment l'acétonitrile ou cyanure de méthyle et le propionitrile ou cyanure d'éthyle, on a là un autre argument à l'appui de l'origine albuminoïde de l'acide cyanhydrique, que ce dernier soit d'ailleurs libre dans le suc cellulaire ou à l'état de combinaison.

Certes, il n'est pas possible de prouver formellement, dans l'état actuel de la Science, que les produits organiques azotés (glucosides, amides...), qui prennent naissance dans les feuilles, sont bien réellement ultérieurs aux principes albuminoïdes ; mais la solidarité entre l'assimilation de l'anhydride carbonique et celle de l'aliment azoté par excellence, l'acide nitrique, ainsi que les fait précités (p. 593), portent plutôt à admettre, comme phénomène chlorophyllien initial, la synthèse des albuminoïdes (décithine,...), à laquelle tend en définitive directement l'activité créatrice de la feuille.

IV. — ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE DE L'AZOTE LIBRE

L'assimilation directe de l'azote libre de l'atmosphère n'est le fait d'aucune plante verte, sauf peut-être de quelques Algues simples (Nostocs, fig. 40;...). Par contre, plusieurs Bactériacées sont douées de ce remarquable pouvoir (p. 601).

SECTION II

ASSIMILATION PROTOPLASMIQUE

Définition. — Dans ce qui précède, il s'est agi exclusivement de l'organisation des aliments minéraux par la plante verte, sous l'action combinée de la radiation solaire et des corps chlorophylliens.

Dans les tissus vivants incolores, le travail de l'assimilation est l'œuvre du protoplasme fondamental ou de celui des leucites, et la lumière n'est nullement nécessaire à son accomplissement : par là, cette fonction apparaît comme une manifestation générale de la vie de la plante (p. 36).

L'*assimilation protoplasmique* peut s'exercer sur les mêmes matières premières que l'assimilation chlorophyllienne, à l'exception toutefois de l'*aliment carboné, qui doit toujours être fourni au protoplasme sous une forme organique.*

1° **Aliment carboné.** — L'aliment carboné, par cela même qu'il doit revêtir la forme organique, provient nécessairement, dans la nature, d'une assimilation chlorophyllienne antérieure.

Sous ce rapport, les plantes sans chlorophylle (Champignons, Bactériacées), ainsi que les éléments incolores des végétaux chlorophylliens, vivent normalement dans la dépendance de la cellule verte ; car cette dernière seule a le pouvoir d'assimiler l'anhydride carbonique, aliment carboné originel.

Cas du ferment nitreux. — Par une singulière exception, une Bactériacée, le ferment nitreux ou Nitromonade, se comporte comme les plantes vertes. Quoique dépourvu de chlorophylle, cet organisme se montre doué du pouvoir d'assimiler l'anhydride carbonique.

On a pu, en effet, cultiver la Nitromonade dans un milieu composé exclusivement de sels minéraux purs (sulfate d'ammonium, phosphate de potassium, sulfate de magnésium, et, comme aliment carboné, du carbonate de calcium) : le Microcoque nitrosant y végète et s'y multiplie, même dans la plus grande obscurité.

Ici, l'assimilation du carbone carbonique apparaît comme une propriété intrinsèque du protoplasme, propriété que possédaient peut-être à l'origine toutes les plantes incolores, mais qui ultérieurement est devenue l'attribut exclusif d'un instrument d'assimilation plus perfectionné, le corpuscule plasmique chlorophyllien.

Donc, à part ce cas exceptionnel, la vie des plantes sans chlorophylle ne saurait durer sans carbone organique.

D'excellentes formes de cet aliment sont représentées par les sucres et les acides organiques, ou encore par les amides et les peptones, lesquelles donnent à la fois le carbone et l'azote (p. 481).

2° **Aliment azoté, etc.** — L'alimentation azotée du protoplasme incolore est constituée, soit par un nitrate ou un sel ammoniacal, soit par un composé azoté organique (urée, asparagine, peptone), soit même, et alors exceptionnellement, par l'azote libre (Bacille radicicole, p. 601).

Les autres aliments revêtent pour les cellules incolores, comme pour les cellules vertes, la forme saline (phosphates, sulfates,...) ; mais ils peuvent aussi provenir, sous forme organique, des réserves des plantes vertes. Par exemple, le

soufre peut être donné à la cellule à l'état de glucoside, et le phosphore à l'état d'albuminoïde (graines).

Le *degré d'assimilabilité* d'un aliment pour une plante incolore se mesure, en règle générale, à l'activité de la végétation dans un milieu où cet aliment est seul de son espèce.

La Levure de bière, par exemple, cultivée en solution nutritive (p. 482), croît et se multiplie tout aussi activement, quand dans cette solution on remplace le tartrate d'ammonium ou l'acétate, comme aliment azoté, par le nitrate de potassium, par l'urée ou par un albuminoïde diffusible (peptone) ; la végétation est même particulièrement active avec ce dernier aliment.

Remarquons, à ce propos, que si la Levure a été ensemencée dans un liquide qui ne contenait l'azote que sous la forme minérale, à la longue la liqueur peut renfermer des principes alimentaires azotés organiques, par suite d'excrétion, et aussi de décomposition des éléments cellulaires inertes de la culture.

De même, les parenchymes incolores des racines, des organes floraux (pétales, étamines, etc.), assimilent indifféremment les sels ammoniacaux de la sève ascendante, que leur transmettent les vaisseaux à tous les niveaux, et les composés organiques azotés (glucosides, amides,...), élaborés dans les tissus verts aux dépens de ces mêmes sels et amenés jusqu'à ces parenchymes par les tubes criblés. Par contre, un nitrate est moins bien assimilé par un tissu incolore, sinon même pas du tout (p. 596).

On voit par là en quoi la production si fréquente de réserves organiques, principalement d'amidon, dans les organes incolores (tubercules,...) diffère de celle qui caractérise l'assimilation chlorophyllienne : dans cette dernière action, l'amylogénèse est liée à la fixation de l'anhydride carbonique par les corpuscules verts, tandis que, dans les plastides incolores, elle résulte simplement d'un remaniement de principes ternaires ou albuminoïdes, issus des organes verts, et représente, par suite, simplement le résultat d'une assimilation secondaire ou indirecte (p. 37).

Cas des embryons. — C'est encore aux dépens de réserves organiques ternaires (amidon, sucres, huile) et albuminoïdes (aleurone), jointes à un ensemble de sels minéraux, que s'accomplissent les premiers développements de l'embryon incolore des graines : ce qui permet à ces dernières de germer librement à l'obscurité, sans autre apport matériel du dehors

que l'oxygène et l'eau. Et ici, ce n'est pas le carbone seulement qui doit revêtir la forme organique, mais encore l'azote (grains d'aleurone) ; car les sels azotés terrestres n'interviennent pas d'une manière sensible pendant la germination.

Le mode de nutrition des embryons se trouve être ainsi intermédiaire, d'une part, entre celui des plantes sans chlorophylle, qui peuvent subsister avec un aliment *minéral, sauf pour ce qui est du carbone*, et à plus forte raison celui des plantes vertes, où l'*aliment est tout entier minéral* ; d'autre part, celui des animaux, qui, eux, doivent trouver dans le milieu ambiant une nourriture *essentiellement organique*, tout au moins l'aliment carboné et azoté, sous forme de principes ternaires et albuminoïdes.

Plantes saprophytes ; plantes symbiotes ; plantes parasites. — Les plantes sans chlorophylle empruntent les principes alimentaires organiques qui leur sont nécessaires, soit aux matières animales et végétales inertes (humus, fumier,...), soit à d'autres êtres vivants, auxquels, selon le cas, elles portent préjudice, ou bien rendent service, tout en y puisant leur aliment. De là la distinction des plantes *saprophytes* (divers Champignons), *parasites* (p. 661) et enfin *symbiotes* (p. 699).

SECTION III

ASSIMILATION DE L'AZOTE LIBRE

Entrevue dès 1849, l'assimilation de l'azote atmosphérique n'a été entièrement reconnue que dans ces dernières années.

Cette remarquable fonction n'est exercée que par un petit nombre de microorganismes, en particulier par des Bactériacées, qui vivent en symbiose avec les racines des Légumineuses, comme le Trèfle, la Luzerne, le Lupin, ainsi que d'autres plantes de grande culture, au grand avantage de la végétation de ces dernières.

Il est reconnu depuis longtemps que les Légumineuses fourragères enrichissent le sol en principes azotés, même quand ce dernier ne reçoit aucun engrais ; elles constituent donc véritablement des *plantes améliorantes*. Toutefois, contrairement à l'opinion ancienne, qui attribuait à la Légumineuse même le pouvoir de fixer l'azote atmosphérique, c'est aux seules Bactéries associées que cette fonction appartient.

Siège des Bactériacées fixatrices d'azote. — En examinant les racines d'une Luzerne, d'un Lupin, etc., qui ont végété en terre arable dans les conditions normales, on remarque, sur le pivot comme sur les radicelles, de nombreuses *nodosités*, pouvant atteindre 4 et 5 millimètres de diamètre (fig. 729 et 730) ; ce sont là des radicelles courtes et hypertrophiées, bien distinctes des radicelles normales, certaines espèces du moins, par leur structure polystélique (p. 239 et fig. 731, V).

Le parenchyme de ces nodosités renferme, mêlés au protoplasme des cellules, de nombreux corpuscules unicellulaires, de quelques millièmes de millimètre de longueur (fig. 731, III), les uns en forme de baguettes droites ou arquées, les autres en forme d'U ou d'Y (fig. 731, IV), etc. ; les cellules de la nodosité en sont parfois littéralement bourrées (VI), au point que leur noyau propre passe inaperçu. Ces microorganismes ne sont autres que les *Bacilles radicicoles*.

Dans plusieurs espèces de Légumineuses, le parenchyme, tout au moins dans certaines nodosités, se gorge d'*amidon* (*Soja hispida*), ou d'*amylodextrine* (Pois). Dans la première de ces plantes, c'est le parenchyme central seul qui se charge d'amidon, et l'on remarque que les microorganismes y sont relativement rares, contrairement au parenchyme périphérique, toujours dépourvu de cet hydrate de carbone. Dans le Pois, les tubercules à amylodextrine se distinguent extérieurement des tubercules normaux, en ce qu'au lieu d'être arrondis et simples comme ces derniers, ils offrent une forme plus allongée, portent quelques courtes ramifications dichotomiques, et en outre sont localisés à l'extrémité supérieure de la racine : on les qualifie de *tubercules coralloïdes*. Ils renferment 5 p. 100 environ d'azote seulement, tandis que les tubercules ordinaires en contiennent jusqu'à 7 p. 100.

Inoculation du Bacille. — C'est bien l'organisme ainsi associé aux Légumineuses qui provoque la formation des nodosités : car on peut faire naître ces dernières, *en inoculant le Bacille* à une racine qui en est encore dépourvue.

Il suffit pour cela de tremper une pointe d'aiguille dans les tissus écrasés d'une nodosité de Lupin et d'en piquer ensuite la racine encore intacte d'un jeune plant de la même espèce, obtenu par germination de la graine. Cultivée ensuite dans du gravier stérilisé, que l'on arrose d'une dissolution minérale, dépourvue de tout aliment azoté salin ou organique, la jeune plantule forme des nodosités et végète vigoureusement.

Au contraire, un plant témoin, cultivé dans le même gravier stérilisé, mais non inoculé, ne produit pas de nodosités, et sa végétation est languissante.

Développement du Bacille radicicole. — On a pu cultiver le Bacille des Légumineuses, dans du bouillon de graines de Pois, de Haricot ou de Lupin, ou dans ce même bouillon, solidifié par la gélose et additionné d'une petite proportion de sucre, de chlorure et de bicarbonate de so-

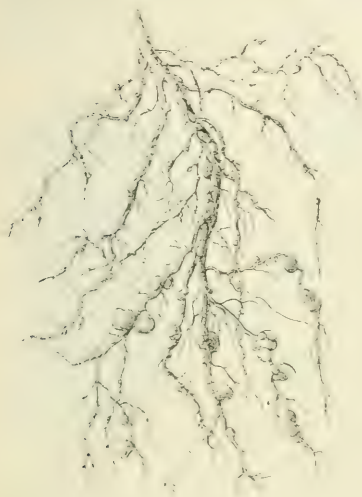


Fig. 729.

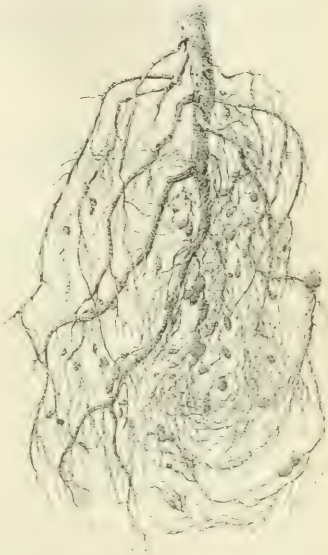


Fig. 730.

Fig. 729. — Racine âgée de Pois, montrant des nodosités simples ou lobées à Bactéroïdes, microorganismes assimilant l'azote libre de l'air.

Fig. 730. — Racine pivotante de Luzerne, plante améliorante, montrant les nodosités à Bactéroïdes des racines, où s'accumule, à l'état d'albuminoïdes, l'azote libre de l'air, assimilé par les Bactéroïdes.

dium : à cet effet, on y dépose une petite parcelle de la substance d'une nodosité écrasée. On peut encore faire usage d'une solution nutritive du genre de celle précédemment indiquée (p. 482). Le libre accès de l'air est nécessaire, le Bacille étant aérobie. Le liquide de culture, inoculé ensuite à des racines intactes, provoque aussi l'apparition des nodosités.

En suivant la propagation des microorganismes à l'intérieur des nodosités en voie de formation, on a constaté qu'ils revêtent dans le parenchyme la forme de filaments non cloisonnés (fig. 731, I), qui traversent les cellules, se renflent çà et là dans l'intérieur de ces dernières en corps sphériques, qui bourgeonnent, pour constituer les petits éléments bactériformes (II, *c*) qui remplissent les nodosités adultes.

Ces caractères morphologiques diffèrent sensiblement de ceux des Bactériacées proprement dites (v. *Bactériacées*) et assignent plutôt aux orga-

nismes en question une place intermédiaire entre les vraies Bactériacées et les Champignons ; d'où l'appellation de Rhizobium (*Rhizobium Leguminosarum*), substituée parfois à celle de Bacille radicicole, qui fixe trop étroitement la nature bactérienne de ces organismes.

Pour ne rien préjuger, et cependant marquer l'analogie des formes courtes des nodosités adultes avec les Bactéries, on emploie le plus ordinairement le nom de *Bactéroïdes*.

Ajoutons qu'en solution nutritive, ces microorganismes sont mobiles.

Faits relatifs à l'assimilation de l'azote par les Bactéroïdes. — L'intervention des Bactéroïdes dans l'assimilation de l'a-

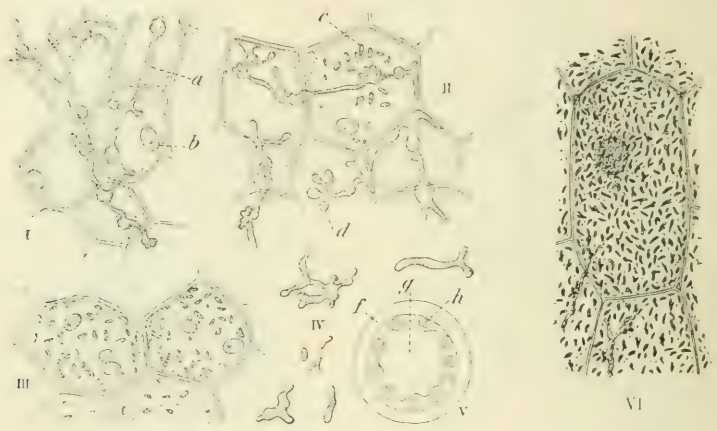


Fig. 731. — Bactéroïdes des Légumineuses. — I, parenchyme d'une nodosité de Pois cultivé ; *a*, filaments du symbiote, avec renflements en voie de bourgeonnement ; *b*, noyau. — II, Haricot d'Espagne ; *c*, Bactéroïdes, issus des renflements précédents ; *d*, Bactéroïdes en voie de formation. — III, parenchyme de Fève, avec nombreux Bactéroïdes, noyau et un ou plusieurs autres corpuscules. — IV, diverses formes de Bactéroïdes (Laurent). — V, coupe d'une nodosité polystélique ; *f*, *g*, parenchyme ; *h*, stèles (Beyerinck). — VI, cellules bourrées de Bactéroïdes et, en bas, restes de filaments.

zote atmosphérique, c'est-à-dire dans son incorporation à des composés albuminoïdes avec le concours de produits organiques, au moins ternaires (sucre....), fournis par la Légumineuse, est prouvée par les expériences suivantes.

a) On fait végéter des graines de Légumineuses (Lupin,...) dans une série de pots, remplis uniquement de sable quartzeux, lavé à l'eau distillée : les pots sont préalablement privés de tout germe vivant, en un mot stérilisés, par un séjour prolongé à l'étuve à 150 degrés. On arrose les graines avec des solutions nutritives minérales, également stérilisées, les unes complètes, les autres sans nitrates.

Les solutions complètes renferment, par exemple, du nitrate et du phosphate de calcium, du chlorure de potassium et du sulfate de magnésium, ou bien les sels précédemment indiqués (p. 480). Les pots sont ensuite disposés en trois séries.

Ceux de la première série sont arrosés simplement avec une solution nutritive dépourvue de nitrates. Leurs plantules se développent d'abord comme à l'ordinaire, jusqu'à épuisement des réserves de la graine; après quoi, la végétation devient souffreteuse, faute d'aliment azoté. Néanmoins, les plants obtenus de la sorte peuvent fleurir et fructifier; mais le poids sec de la récolte entière n'est guère supérieur au poids sec des graines mises en germination.

Les pots de la deuxième série reçoivent la solution nourricière complète. La végétation y acquiert beaucoup plus de vigueur, conséquence évidente de la présence des nitrates, et la récolte totale augmente, dans de certaines limites, avec le poids des nitrates ajoutés.

La troisième série de cultures, enfin, se fait non plus simplement dans le sable stérilisé, mais dans ce même sable additionné de terre arable, prise dans un champ de Légumineuses et délayée dans un peu d'eau pure. On arrose, comme dans le cas précédent, avec la solution nutritive complète. Cette fois, les Légumineuses ne tardent pas à prendre un développement tout à fait remarquable, de beaucoup supérieur, notamment par le poids des graines, à celui observé dans les précédents essais. Mais, en même temps, on constate l'apparition, sur leurs racines, de petites nodosités à Bactéroïdes, qui ne se produisaient pas dans les cultures précédentes, faites en sol stérilisé.

Les Bactéroïdes existent donc dans le sol arable naturel, et ce sont bien eux qui sont cause de la végétation intensive des Légumineuses.

b) On peut du reste le prouver directement, en inoculant une plantule intacte de germination avec une aiguillée trempée dans les tissus d'une nodosité et en comparant son développement à celui d'une plantule semblable non inoculée, l'une et l'autre végétant en sable stérilisé : la première se développe vigoureusement, et sa racine se couvre de nodosités; la seconde reste languissante. L'analyse chimique montre du reste que la première seule s'est enrichie en azote.

c) Rappelons enfin que les Bactéroïdes peuvent être cultivés dans des milieux inertes, tels que solution ou gélose

nutritives, et qu'ils s'y comportent comme dans les nodosités. Il est donc probable que les Bactéroïdes qui vivent libres dans la terre arable enrichissent cette dernière en principes azotés, comme les symbiotes des nodosités enrichissent la Légumineuse.

Toutefois, les Bactéroïdes des cultures pures ne végètent pas dans un milieu où le seul aliment azoté est l'azote gazeux. De l'azote combiné, et un nitrate de préférence à un sel ammoniacal, est nécessaire à leur développement, et par suite à leur fonctionnement comme fixateurs d'azote libre ; dès que cet azote combiné vient à manquer, les cultures dépérissent.

Dosage de l'azote fixé. — Une autre preuve de la fixation de l'azote par les Légumineuses est donnée par l'analyse d'une atmosphère limitée, de volume connu, dans laquelle végètent des Pois, en sol gréseux calciné. Ce dernier est préalablement additionné d'une délayure de nodosités fraiches de Pois ou de Fèves, puis arrosé avec une solution nutritive minérale, *dépourvue de sels azotés.*

On a soin de maintenir à peu près constante la proportion d'anhydride carbonique, nécessaire à une nutrition active, et l'on tient compte, dans l'analyse, du dégagement d'oxygène, qui provient de l'action chlorophyllienne. Or, après trois mois d'une végétation normale, les racines étant pourvues de nodosités, l'analyse de l'air intérieur a accusé une diminution de la masse d'azote libre, exactement correspondante au gain réalisé par les plantules et le sol.

L'azote libre étant le seul aliment azoté extérieur mis à la disposition des Bactéroïdes, c'est donc bien lui que ces derniers ont assimilé.

Conclusion. — Des essais précédents, dans lesquels l'assimilation chlorophyllienne de la Légumineuse s'exerce librement, il résulte en définitive que les Bactéroïdes ont le pouvoir de fixer directement et énergiquement l'azote atmosphérique, en l'incorporant aux hydrates de carbone ou autres composés organiques qu'ils empruntent à leur associé et qu'ils ne peuvent eux-mêmes constituer.

Si donc la Légumineuse bénéficie des albuminoïdes ou autres principes azotés, nés de l'assimilation de l'azote, en revanche elle fournit aux Bactéroïdes le carbone sans lequel elles ne pourraient végéter. Il y a bien, on le voit, association harmonique des deux êtres, en un mot, *symbiose.*

Par exception, les Bactéroïdes des racines du Haricot et de quelques autres espèces ne céderaient à leur coassocié qu'une masse insignifiante de principes organiques azotés et vivraient presque *en parasites* sur la Légumineuse.

A la longue, les microorganismes des nodosités dispa-

raissent, et il n'est pas impossible qu'à ce moment les Légumineuses utilisent, pour leur nutrition, les produits de la décomposition des Bactéroïdes.

On comprend maintenant toute l'importance de la pratique agricole, qui consiste à intercaler une culture de Légumineuse (Trèfle, Luzerne, Lupin), entre deux cultures de plantes très avides de nitrates, comme les Céréales et la Betterave, lesquelles épuisent vite la terre en aliments azotés (p. 494).

En effet, les portions souterraines des Légumineuses restant en place après la coupe de la récolte, les principes albuminoïdes, accumulés dans les nodosités, se convertissent successivement, sous l'action des ferments terrestres, en sels ammoniacaux, en nitrites et en nitrates, et de la sorte restituent à la terre des éléments de fertilité.

Diverses espèces de Bactéroïdes. — Les Bactéroïdes d'une espèce donnée de Légumineuses ne sont pas susceptibles de se développer indifféremment dans toutes les autres plantes de la famille. Déjà, les formes variables des nodosités et celles des Bactéroïdes inclus donnent à penser qu'il existe tout au moins des variétés, sinon même des espèces distinctes de ces micro-organismes ; c'est aussi ce que prouve l'expérience.

Ainsi, les graines de *Soja hispida*, Légumineuse originaire du Japon, ne donnent généralement en Europe, même après plusieurs années de culture dans un même terrain, que des plants dépourvus de nodosités, bien que végétant dans le voisinage immédiat de nos Papilionacées indigènes, qui, elles, en produisent abondamment ; au Japon, au contraire, la plante porte des nodosités. Mais il suffit de semer à la surface du sol un peu de terre originaire de ce dernier pays, prise dans un sol cultivé en *Soja*, pour constater que la végétation gagne en activité et notamment que les graines augmentent de poids : les racines se couvrent alors de nodosités d'un diamètre moyen d'environ 6 millimètres. Les Bactéroïdes y offrent le plus souvent la forme de baguettes rectilignes ou arquées, rarement la forme d'Y.

De même, les Bactéroïdes des Lupins, tout en se développant sur la plupart des Légumineuses fourragères, stimulent surtout la végétation des Lupins et des Serradelles ; ceux du Pois et de la Serradelle n'ont au contraire aucune influence sur les Lupins.

Il semble donc exister d'assez nombreuses variétés de Bactéroïdes, adaptées chacune plus spécialement à telle ou telle Légumineuse.

On cultive ces diverses variétés à l'état pur, en tube, sur gélatine nutritive, en vue de les livrer à l'agriculture. Pour l'inoculation, on délaye simplement le contenu d'un tube, en même temps que les graines, dans l'eau ; après quoi, on procède au semis.

Autres organismes fixateurs d'azote. — Indépendamment

des Bactéroïdes des Légumineuses, certains microorganismes libres de la terre arable peuvent aussi réaliser la fixation de l'azote atmosphérique.

Des observations déjà anciennes permettent de l'admettre. Comment, par exemple, expliquer autrement la richesse constante et parfois considérable, en produits azotés, du sol des pâturages de montagne, qui subsistent depuis des siècles, et dans lesquels cependant chaque année une partie de la végétation est prélevée par les troupeaux qui y paissent. L'atmosphère renferme bien, il est vrai, des produits ammoniacaux, susceptibles d'être absorbés par la terre : mais c'est là un apport tout à fait négligeable d'azote combiné.

a) L'expérience prouve la réalité de l'assimilation de l'azote par les *terres nues*, c'est-à-dire sans culture.

De la terre végétale normale, ou même simplement du sable argileux, très pauvre en matières organiques, a été abandonné dans de grands pots vernissés, soit à l'air libre, soit sous abri vitré, ou encore dans des vases clos suffisamment larges : la teneur en azote (1 à 2 grammes par kilogramme de terre) a été préalablement déterminée. Or, à la longue, toutes ces terres, sans exception, ont accusé un gain d'azote, à condition toutefois que la température ambiante ne soit pas inférieure à 10°, ni supérieure à 40°, que l'humidité du sol soit modérée et que la terre reçoive le libre accès de l'oxygène.

Dans un sol trop compact, où l'air ne circule pas, les ferments anaérobies du sol détruisent la matière organique, de telle manière que l'azote se trouve en partie déversé dans l'air à l'état libre, tandis qu'à la faveur de l'oxygène atmosphérique l'azote est nitrifié. Si donc l'expérience se fait en vase clos, il faut éviter de trop réduire la masse d'air.

La présence d'une proportion convenable de principes humiques favorise aussi la fixation d'azote.

Le gain, constaté dans ces expériences, s'est élevé parfois, après deux mois, à un cinquième de la teneur primitive d'azote combiné. Les composés organiques, nés de cette fixation, peu à peu convertis en sels ammoniacaux et en nitrates, se trouvent répandus dans toute la terre, mais cependant en moindre proportion dans les parties superficielles, peut-être à cause de l'action plus intense de l'oxygène, qui favorise la nitrification des matières azotées déjà formées, mais entrave l'assimilation de l'azote libre.

Ce qui prouve que cette fixation d'azote ne résulte pas d'un phénomène purement chimique, mais bien d'un processus biologique, c'est-à-dire de la présence d'un être vivant, c'est qu'elle cesse de s'effectuer dans une terre, qui a été stérilisée par l'action d'une température de 100° pendant deux heures.

Il va de soi que, de ce que la terre nue se montre capable de fixer l'azote atmosphérique, il n'en résulte pas nécessairement que la proportion totale d'azote combiné doive y augmenter ; il faut, en effet, tenir compte des déperditions de nitrates par les eaux pluviales, et aussi du dégagement possible d'azote libre, provenant de leur réduction.

Il y a lieu de penser que ce sont des microorganismes du genre de ceux des racines des Légumineuses qui assimilent ainsi l'azote libre. Toutefois, en mêlant à une terre stérilisée une macération fraiche de nodosités de diverses Légumineuses, on n'a pas constaté d'accroissement sensible de la masse d'azote combiné, pas plus d'ailleurs lorsque l'addition a été faite à la terre végétale normale.

b) Si maintenant l'on considère, non plus les terres nues, mais les *terres cultivées*, l'activité des microorganismes fixateurs d'azote qu'elles renferment pourra se trouver augmentée ou diminuée, selon l'influence des conditions nouvelles, créées par la présence des racines dans leur voisinage. C'est ainsi que la culture des Amarantes diminue l'intensité de la fixation d'azote libre, tandis que les Graminées gazonnantes et surtout les Légumineuses l'accroissent notablement.

c) Ajoutons enfin que certaines Algues vertes microscopiques, notamment les Nostocs (Cyanophycées, fig. 40), qui couvrent à la longue de leur végétation vert sombre et gélatineuse les sols nus ou cultivés, paraissent douées, comme les organismes incolores précités, du pouvoir de fixer directement à leur protoplasme l'azote atmosphérique.

Toutefois, ce point mérite un nouvel examen.

CHAPITRE VI

RESPIRATION

Définition. — Une des fonctions fondamentales de la vie consiste en la fixation incessante d'oxygène libre par le protoplasme, accompagnée d'une production non moins continue d'anhydride carbonique, que la plante abandonne au milieu ambiant, toutes les fois qu'elle se trouve dans l'impossibilité de l'assimiler.

Cet *échange gazeux*, qui s'accomplit conformément aux lois de la *diffusion*, caractérise le phénomène de la *respiration*.

Si la respiration comporte normalement une *perte de carbone*, en revanche elle *engendre l'énergie*, nécessaire à la permanence de la vie, et c'est pourquoi elle est essentielle ; même, si la fonction est suffisamment intense, elle donne lieu à un *dégagement de chaleur*, parfois même de lumière.

Un effet secondaire de cette importante fonction est l'*incorporation* à la cellule d'*une partie de l'oxygène absorbé* ; car il est constant que le volume d'anhydride carbonique exhalé est inférieur au volume d'oxygène fixé par la plante pendant le même temps, et l'on sait que l'anhydride carbonique ne renferme que son propre volume d'oxygène.

En se fixant sur la matière vivante, et sans doute aussi, sous l'action protoplasmique, sur les composés inertes intracellulaires, comme les sucres, les corps gras, etc., qui dérivent de son activité, l'oxygène effectue leur *décomposition*.

De cette décompostion naissent, en même temps que l'anhydride carbonique, produit principal de combustion, des produits secondaires, tels que de l'eau, des principes azotés, etc., de la même manière que l'oxydation purement chimique des albuminoïdes inertes (caséine....) par l'acide nitrique donne lieu à la fois à de l'anhydride carbonique, de l'urée, etc.

La décomposition du protoplasme par oxydation rentre dans le processus général de la *désassimilation organique* (p. 37).

Volumes gazeux mis en jeu par la respiration. — Un point important est le lien étroit qui unit le volume d'oxygène $v_{(o)}$, absorbé par une plante pendant un temps donné, au volume d'anhydride carbonique $v_{(co)}$, dégagé dans le même temps. Pour chaque plante, le rapport $\frac{v_{(co^2)}}{v_{(o)}}$ est en effet *constant*, indépendant par suite des conditions ambiantes, et en outre d'ordinaire inférieur à l'unité, le volume de l'oxygène absorbé dépassant, par exemple d'un dixième, celui de l'anhydride carbonique exhalé.

La constance du rapport respiratoire (du rapport, mais non de ses deux termes) accuse une liaison étroite de cause à effet entre l'oxygène absorbé et l'anhydride carbonique émis, puisque l'un des deux phénomènes ne peut pas changer d'intensité, sans que du même coup l'autre ne varie dans le même sens et dans la même proportion.

Complexité du phénomène respiratoire. — Il ne faudrait pas conclure de cela que l'oxygène, en pénétrant dans la cellule vivante, s'y unit aussitôt au carbone des molécules protoplasmiques. Bien au contraire, c'est une dissociation progressive de ces molécules qu'il y a lieu d'admettre, c'est-à-dire une décomposition graduée en une série de composés plus simples, tels que des amides, des acides organiques, des hydrates de carbone, dont quelques-uns à leur tour (sucres, acides,...), par une décomposition plus profonde, résolvent en définitive leur carbone en anhydride carbonique et leur hydrogène en eau.

Le glucose ($C^6H^{12}O^6$) par exemple ne donne que du carbone à la combustion, puisque son hydrogène est à l'état d'eau et par suite brûlé ; l'unique produit de combustion est donc de l'anhydride carbonique :

$$C^6(H^2O)^6 + 12\,O = 6\,CO^2 + 6\,H^2O.$$

Un corps gras neutre ou un acide gras, au contraire, fournissent non seulement leur carbone comme combustible, mais encore la portion de leur hydrogène qui surpasse celle que l'on peut considérer comme s'y trouvant à l'état d'eau, soit 30 atomes d'hydrogène par molécule d'acide oléique [$C^{18}H^{34}O^2 = C^{18}H^{30}(H^2O)^2$], ce qui donne, comme produits de combustion, à la fois de l'anhydride carbonique et de l'eau :

$$C^{18}H^{34}O^2 + 51\,O = 18\,CO^2 + 15\,H^2O + 2\,H^2O.$$

On voit que l'eau de combustion d'un sucre ($6\,H^2O$), de même que les deux dernières molécules ($2\,H^2O$) de l'équation précédente, issues de l'acide oléique, n'exigent pas l'intervention de l'oxygène absorbé pour se constituer.

L'anhydride carbonique n'apparaît donc que comme *l'un*

des termes, le plus important, il est vrai, et aussi le plus simple, *de toute une série de produits de combustion*.

Ce qui prouve du reste que ce gaz n'est pas le seul produit de combustion, c'est que la totalité de l'oxygène absorbé ne se retrouve pas sous forme d'anhydride carbonique.

Si, en effet, le phénomène respiratoire se réduisait à une combustion de carbone, par exemple à une combustion d'hydrates de carbone, le volume de l'anhydride carbonique exhalé devrait être égal au volume d'oxygène absorbé pendant le même temps, puisque le premier de ces gaz renferme son propre volume d'oxygène. Or, le volume de l'anhydride carbonique est constamment inférieur à celui de l'oxygène, ce qui prouve qu'une partie de ce dernier gaz est employée à effectuer d'autres oxydations que celle du carbone, probablement celle de l'excès d'hydrogène des corps gras, comme il a été dit plus haut.

Respiration intramoléculaire. — Distinguons dès maintenant de la *respiration normale*, qui vient d'être définie, un autre mode de production d'énergie, qui s'effectue en l'absence d'oxygène libre et que l'on qualifie de *respiration intramoléculaire* ou encore *respiration par asphyxie* (p. 632).

SECTION I

RESPIRATION NORMALE

La respiration normale, on vient de le dire, consiste en la fixation d'oxygène libre et en les décompositions organiques auxquelles cette fixation donne lieu, spécialement la production d'anhydride carbonique. Il en résulte l'*énergie vitale*.

Démonstration du phénomène. — 1° Pour rendre sensible le *dégagement de l'anhydride carbonique* de respiration, il suffit de placer en récipient clos, en présence d'eau de chaux ou de baryte bien limpide (fig. 733, *d*), une série de plantules de germination, développées dans l'eau à l'obscurité (Lupin, Fève) et par suite encore dépourvues de chlorophylle.

Le bord de la cloche étant soigneusement mastiqué au disque sous-jacent, une pellicule blanche de carbonate ne tarde pas à se constituer sur le réactif.

Il est vrai que l'air de la cloche contient déjà une faible pro-

portion d'anhydride carbonique; mais son action est négligeable. On peut, du reste, annexer à l'appareil des tubes à potasse (fig. 732, *a*, *b*), faire le vide dans la cloche au moyen de la trompe à eau et laisser ensuite doucement rentrer l'air; ce dernier se débarrasse ainsi, pendant son passage dans les tubes, des traces d'anhydride carbonique qu'il renferme.

2° Quand les objets étudiés renferment de la chlorophylle, il faut évidemment les placer à l'obscurité, si l'on veut permettre à la totalité de l'anhydride carbonique de respiration

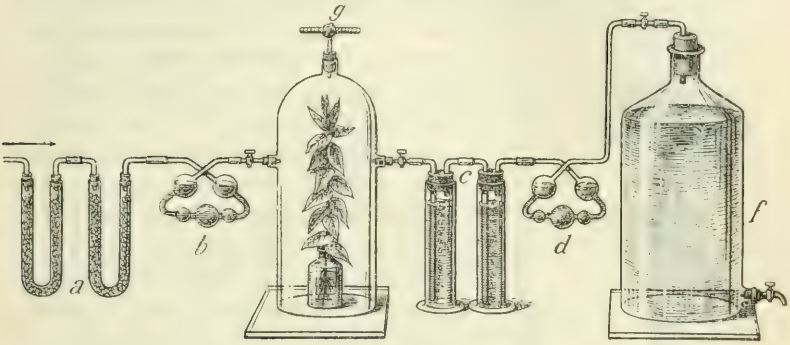


Fig. 732. — Appareil à renouvellement continu d'air, pour le dosage de l'anhydride carbonique de respiration. — *a*, tubes à pierre ponce, imprégnée de potasse ; *b*, tube à boules, avec solution de potasse ; *c*, éprouvettes et *d*, tube à boules, avec eau de baryte ; *f*, aspirateur.

de se dégager. A la lumière, ce gaz est en effet réassimilé par les corps chlorophylliens, au fur et à mesure qu'il prend naissance dans le protoplasme.

Toutefois, même dans les meilleures conditions d'assimilation, l'aspiration exercée par l'eau de chaux suffit à empêcher la plante de ressaisir la totalité de son anhydride carbonique de respiration. Et, en effet, du carbonate de calcium continue à se former en pleine lumière, ce qui est une preuve directe de la respiration de la plante verte insolée; mais le carbonate ne correspond évidemment ici qu'à une partie du phénomène respiratoire. Ce n'est qu'à l'obscurité que la totalité de l'anhydride carbonique se dégage.

Si l'on emploie des plantes en pots, ces derniers doivent être vernissés et fermés exactement par un couvercle de plomb; autrement l'anhydride carbonique, issu des fermentations terrestres, viendrait s'ajouter à celui élaboré par les plantes étudiées.

3° Pour mettre à la disposition de la plante un volume plus considérable d'air et faire durer l'expérience pendant un temps plus long, on emploie un *appareil à renouvellement continu*, dont l'organe essentiel est un aspirateur (fig. 732, *f*) : l'eau qui s'écoule lentement de ce dernier provoque un appel d'air du dehors.

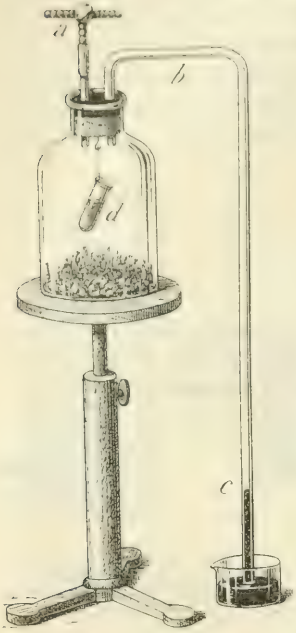


Fig. 733. — Respiration de plantules de Pois en atmosphère limitée. — *a*, robinet à trois voies, permettant, au besoin, de faire le vide et de remplir le flacon d'un gaz inerte ; *b*, manomètre barométrique ; *c*, niveau de plus en plus élevé du mercure, par suite de la consommation d'oxygène ; *d*, tube à potasse, pour fixer l'anhydride carbonique.

Celui-ci se débarrasse d'abord de son anhydride carbonique dans des tubes à potasse (*a*, *b*), passe de là dans le récipient où se trouvent renfermées les plantes, puis dans des tubes ou des éprouvettes à eau de baryte (*c*, *d*), où il se débarrasse de l'anhydride carbonique de respiration qu'il a entraîné; après quoi seulement, il gagne l'aspirateur (*f*).

On obtient de la sorte un précipité de plus en plus abondant de carbonate de baryum, que l'on pèse, après l'avoir isolé par filtration et desséché. On le soumet ensuite à la calcination au rouge blanc pour le dissocier : la diminution de poids donne le poids d'anhydride carbonique exhalé par la plante pendant le temps de l'expérience.

4° Pour prouver maintenant l'*absorption d'oxygène*, il suffit de rendre sensible la diminution de pression de ce gaz dans l'atmosphère limitée où végètent les plantes soumises à l'expérience.

Pour cela, on fait communiquer le récipient avec un manomètre à air libre ou un manomètre barométrique (fig. 733, *b*).

L'anhydride carbonique étant fixé par l'eau de baryte (*d*), et l'azote gazeux n'étant pas assimilé, la diminution de pression intérieure (*c*) ne peut correspondre qu'à la consommation d'oxygène par les plantules.

Non-absorption de l'azote. — La non-absorption de l'azote, qui résulte

déjà de l'analyse de l'atmosphère gazeuse limitée dans laquelle les plantes ont végété, peut être prouvée ici indirectement.

A cet effet, on évalue, au manomètre annexé à l'appareil, la diminution de pression intérieure à la fin de l'expérience. D'autre part, en se basant sur la composition centésimale de l'air avant et après l'expérience, on détermine la diminution de pression qu'aurait dû subir l'air intérieur, en supposant que le volume de l'azote soit resté constant.

Or, la pression lue au manomètre et la pression calculée sont sensiblement les mêmes, ce qui prouve que le volume de l'azote n'a réellement pas changé.

Avec l'Agaric champêtre (Champignon de couche), par exemple, on a noté dans une expérience une diminution de pression de $2^{mm},6$, la pression atmosphérique étant de 760^{mm}.

L'air renfermait au début :

$CO^2 = 0,42$ p. 100. $O = 18,98$ p. 100. Résidu $= 80,65$ p. 100.

Il renfermait à la fin de l'expérience :

$CO^2 = 0,84$ p. 100. $O = 18,22$ p. 100. Résidu $= 80,93$ p. 100.

En supposant le volume d'azote constant, on a :

CO^2 dégagé $= 0,84 - 0,42 = 0,42$ 0/0.
O absorbé $= 18,98 - 18,22 = 0,76$ 0/0.
Diminution effective de volume : $0,76 - 0,42 = 0,34$ 0/0.

Or, la diminution de pression qui correspond à une diminution de volume de 0,34 0/0 est de :

$x = \frac{760 \times 0,34}{100} = 2^{mm},5$, c'est-à-dire sensiblement le nombre lu.

I. — DE LA RESPIRATION EN GÉNÉRAL

Volumes gazeux échangés par la respiration. — Pour déterminer avec précision le volume d'oxygène, absorbé par une plante donnée pendant un certain temps, et le volume corrélatif d'anhydride carbonique exhalé, on dispose la plante dans une masse limitée d'air.

Les plantes ou portions de plantes, de poids connu, sont couvertes d'une cloche, qui communique, d'une part avec un *appareil à prises de gaz* (fig. 734, *bg*), d'autre part avec un aspirateur (non représenté ici), qui permet de renouveler à volonté l'air de la cloche au début de chaque expérience.

L'appareil à prises, sorte de petite machine pneumatique à mercure, sert à prélever, au commencement et à la fin de chaque expérience, ou à tout autre moment, quelques cen-

timètres cubes d'air, que l'on recueille dans le tube *d*, et que l'on soumet ensuite à l'analyse, au moyen de l'appareil précédemment décrit (fig. 717).

On a établi de la sorte, pour les plantes les plus diverses, considérées à l'état de végétation active, que le volume d'oxy-

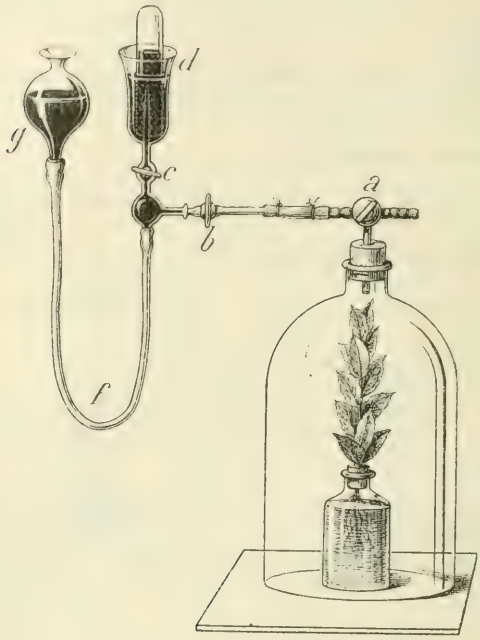


Fig. 734. — Appareil destiné à faire de petites prises de gaz dans le récipient renfermant la plante. — *a*, robinet à trois voies, permettant de faire le vide dans le récipient avec une machine pneumatique à mercure, puis d'y laisser entrer, s'il y a lieu, un gaz autre que l'air, etc. ; *b*, *c*, robinets en verre ; *d*, récipient avec éprouvette pour recevoir le gaz prélevé ; *g*, cuvette mobile ; *f*, caoutchouc (Aubert). — Pour faire une prise, *bcd* étant rempli de mercure et *c* fermé, abaisser la cuvette *g* au-dessous de *ab*, et ouvrir un instant *b* ; un peu de gaz va se loger dans l'ampoule située à gauche de *b*. Remonter ensuite la cuvette au-dessus de *d* et ouvrir *c* ; le gaz se rend dans l'éprouvette.

gène absorbé est d'ordinaire un peu supérieur au volume d'anhydride carbonique exhalé ; qu'en d'autres termes, le *rapport respiratoire* $\frac{v_{(CO^2)}}{v_{(O)}}$ *est un peu inférieur à l'unité.*

Chez les plantes adultes, ce rapport s'élève fréquemment à 0.9 (Fusain) ; parfois cependant il n'atteint que 0.5 (Agaric champêtre) et même 0.4. La plante fixe donc un peu plus

d'oxygène qu'elle n'en émet sous forme d'anhydride carbonique : elle réalise un *gain d'oxygène*, qui est de 1 dixième du volume absorbé pour le Fusain ; de 5 dixièmes du volume correspondant pour l'Agaric ; etc.

Le rapport respiratoire est *constant pour une plante donnée*, prise à un certain état de développement, quels que soient les changements qui surviennent dans le milieu ambiant.

Durée de la respiration normale dans l'air confiné. — Le volume d'oxygène absorbé étant un peu supérieur au volume d'anhydride carbonique exhalé pendant le même temps, la pression de l'atmosphère limitée, dans laquelle respirent les plantes, diminue progressivement, tant que dure la respiration normale, c'est-à-dire tant que la plante dispose d'une proportion suffisante d'oxygène.

Si l'expérience se prolonge en vase clos, *la pression intérieure passe par un minimum*, pour croître ensuite régulièrement. Au moment du minimum, la pression propre de l'oxygène est descendue à environ 3 p. 100 (au lieu de 21 p. 100) ; après quoi, le rapport respiratoire, jusque-là constant, commence à augmenter.

Quand le relèvement de la pression s'est nettement accusé, on constate que l'oxygène a presque entièrement disparu du récipient : le rapport respiratoire dépasse alors l'unité. Par exemple, pour le Blé, le rapport normal est de 0,9; tandis qu'il s'élève déjà à 3,7, lorsque la pression de l'oxygène n'est plus que d'environ 3 p. 100.

Ainsi privée d'air, la plante devient *ferment alcoolique* (v. *Fermentation*), c'est-à-dire qu'elle résiste à l'asphyxie et continue à créer l'énergie qui lui est nécessaire, en décomposant ses réserves hydrocarbonées (sucres) en alcool, anhydride carbonique, etc., et c'est ce dégagement continu d'anhydride carbonique qui est cause du relèvement de pression dont il vient d'être parlé. Il est essentiel de bien distinguer cette période de vie asphyxique de la période de vie normale.

Remarquons que le temps pendant lequel dure la respiration normale dans une atmosphère limitée est d'autant plus court que la température est plus élevée, l'intensité respiratoire croissant avec la température.

Lorsqu'on opère avec des Champignons (Agarics) ou autres plantes pourvues de mannite, ce n'est pas seulement de l'anhydride carbonique qui se dégage au cours de la vie asphyxique, mais encore de l'hydrogène.

Variations du rapport respiratoire. — 1° *Influence de la nature de la plante.* — Constant pour une plante et à un âge donnés, le rapport respiratoire change avec la nature de la plante. Dans la majorité des espèces, il ne descend pas au-dessous de 0,9 ou de 0,8.

On a trouvé : 0,97, pour le Fusain ; 0,77, pour le Tabac ; 0,85, pour le Genêt ; 0,92, pour le Néottia ; 1, pour le rhizome du Muguet et pour les fleurs du Robinier.

Lorsque la plante renferme des principes facilement oxy-

dables, tels que des huiles essentielles, il peut ne pas dépasser 0,7, comme dans la Rue. Chez certains Champignons, il descend à 0,6 et 0,5 (Agaric), alors que chez d'autres (Mucorinées), il atteint l'unité : dans ce dernier cas, la plante n'éprouve ni gain, ni perte, du fait de sa respiration, et tout se passe comme si l'oxygène absorbé était intégralement restitué à l'air à l'état d'anhydride carbonique.

C'est chez les plantes grasses que le rapport respiratoire est le plus faible, puisque, mises le soir à l'obscurité, elles n'y dégagent presque pas d'anhydride carbonique.

On a trouvé, le soir : 0,3, pour un Phyllocactus ; 0,04, pour un Opuntia. Les valeurs correspondantes, évaluées pour les mêmes plantes pendant la période de jour, sont plus élevées et respectivement de 0,9 et 0,7, pour la raison qui sera indiquée plus loin.

2° *Influence de l'âge de la plante.* — En étudiant la respiration d'une Phanérogame, à partir de la germination de la graine, on constate que le rapport respiratoire est *minimum*, d'une manière générale, *pendant la période germinative*.

Dans les plantes annuelles, c'est vers la phase moyenne du développement, c'est-à-dire *vers le moment de la floraison*, qu'il atteint sa valeur *maximum ;* dans les plantes vivaces, c'est au printemps, ordinairement en mai.

Plus tard, chez les unes comme chez les autres, le rapport va en diminuant, et, dans les plantes vivaces, il passe par un *minimum en automne*.

Pour des plantules de Lin, pourvues de racines de 2 millimètres seulement, le rapport respiratoire est de 0,39 ; pour les mêmes plantules avec tige feuillée de 3 à 5 centimètres, 0,81. Pour les graines du Tabac en germination, on a trouvé 0,58 ; 0,77, pour les feuilles adultes, et 0,92, pour les feuilles au moment de la formation des fruits. Pour le Fusain, plante vivace, le rapport est de 1 environ en mars ou avril, et de 0,76 seulement d'avril à décembre.

Pendant la phase de germination, ce sont surtout les graines oléagineuses qui conduisent aux plus faibles valeurs du rapport respiratoire : 0,6, pour le Chanvre ; 0,3 seulement, pour le Lin ; ce qui témoigne de l'énergique *fixation d'oxygène*, opérée par les plantules correspondantes. Dans le Lin, par exemple, les 0,3 seulement de l'oxygène absorbé sont restitués à l'air sous forme d'anhydride carbonique,

tandis que les sept autres dixièmes se trouvent incorporés à la plante. Cette dernière portion d'oxygène intervient sans doute dans la constitution de l'amidon transitoire de germination (v. *Graine*), composé très oxygéné, aux dépens des huiles grasses, corps pauvres en oxygène.

Dans le Lupin (0.4), le Pois (0.5), le Blé (0.6), pareille production d'amidon s'effectue surtout aux dépens des principes albuminoïdes de réserve (aleurone).

Au cours de la formation des graines, l'ébauche embryonnaire éprouve au contraire une *perte d'oxygène*, sous forme d'anhydride carbonique, puisque le rapport respiratoire devient, par exception, à cette phase, supérieur à l'unité.

3° *Influence de la composition du suc cellulaire.* — Lorsqu'on soumet des plantes grasses (*Crassulacées :* Sédum, Crassule ; *Cactées :* Opuntia) à une obscurité prolongée pendant plusieurs jours, le rapport respiratoire, jusque-là inférieur à l'unité, parfois même très faible (p. 618), croît lentement, sans toutefois dépasser l'unité.

Cet accroissement est uniquement attribuable à l'anhydride carbonique : car les analyses montrent que l'absorption de l'oxygène continue à peu de chose près à s'exercer avec la même intensité.

Pendant les premières heures de leur séjour à l'obscurité, les plantes grasses élaborent, aux dépens des produits de l'assimilation diurne précédente, des acides organiques (acide malique,...), qu'elles consomment ensuite lentement pour leur nutrition, et c'est probablement à la combustion de ces acides qu'est due la quantité croissante d'anhydride carbonique dégagé.

Des variations respiratoires du même genre peuvent se produire aussi dans d'autres plantes, par suite de changements très marqués survenus dans la composition du suc.

Variations de l'intensité respiratoire. — 1° *Influence de l'âge et de la nature de la plante.* — L'intensité de la respiration se mesure, soit au volume ou au poids d'oxygène absorbé, soit au volume ou au poids d'anhydride carbonique exhalé, pendant un certain temps.

a Dans *une même plante*, l'intensité respiratoire varie avec l'organe considéré. C'est d'ordinaire dans la fleur, spécialement dans les étamines et le pistil, qu'elle acquiert la plus

grande valeur. Quand la plante est monoïque ou dioïque, l'intensité respiratoire des fleurs mâles dépasse celle des fleurs femelles : dans la Courge, par exemple, les fleurs staminées consomment deux fois plus d'oxygène que les fleurs pistillées. Cette respiration très active se traduit du reste par un dégagement appréciable de chaleur (p. 639).

b) L'intensité respiratoire varie aussi, dans chaque organe, aux diverses phases du développement. Elle *augmente*, en règle générale, *avec l'activité de la végétation*, c'est-à-dire *avec la vitesse de croissance*.

Dans les plantes annuelles, par exemple, un premier maximum d'intensité est réalisé pendant la période germinative, et un autre au cours de la floraison ; dans les plantes vivaces, c'est d'abord au moment de l'éclosion des bourgeons, puis, comme à l'ordinaire, pendant la floraison.

c) Pour ce qui est de l'*état des surfaces*, on constate que dans les membres cutinisés (tige et feuille), la respiration s'exerce d'autant plus activement que la portion de corps considérée porte plus de stomates ; au travers de la cuticule, la diffusion des gaz est lente.

Pour le prouver, on choisit deux feuilles, aussi semblables que possible, d'une plante dans laquelle les stomates sont exclusivement localisés, ou à peu près, à la face inférieure, et on recouvre la face inférieure de l'une d'elles d'un enduit perméable, de gélatine par exemple, tandis que l'autre feuille reste intacte ou reçoit seulement de la gélatine sur sa face supérieure. En abandonnant ensuite séparément ces feuilles à l'obscurité, dans une atmosphère limitée d'air pur, on détermine au bout de quelques heures l'intensité des échanges gazeux respiratoires ; or, on trouve toujours que la feuille à face inférieure gélatinisée respire moins activement que l'autre. La gélatine étant aussi perméable que la cuticule, cette différence doit être uniquement attribuée à l'occlusion des stomates, qui intercepte la communication des méats et lacunes intérieurs avec le dehors.

d) Dans des *plantes de nature différente*, l'intensité de la respiration offre des variations souvent considérables.

La consommation d'oxygène est particulièrement faible chez les plantes grasses (Cactées, Euphorbes), et au contraire très élevée dans les feuilles des plantes annuelles (Blé, Fève, Lupin), ainsi que dans les feuilles caduques de nos arbres (Marronnier, Hêtre) ; les feuilles persistantes des Conifères

et d'autres plantes encore prennent une place intermédiaire.

Tandis qu'un Cierge (*Cereus*), par exemple, absorbe 3 milligrammes d'oxygène par heure et par gramme, à la température de 12 degrés, un Sédum en consomme 19; un Lupin, 73; une Fève, 96 et le Blé, 291 milligrammes.

e) Notons encore que l'*intensité respiratoire est toujours plus faible pour une plante intacte que pour cette même plante sectionnée*, et les différences sont parfois très marquées.

Ainsi, une Pomme de terre, coupée en tranches, peut dégager trois et quatre fois plus d'anhydride carbonique que le même tubercule intact. Cet écart tient évidemment à l'accroissement des surfaces, mais il ne lui est pas entièrement imputable. Et en effet, en rassemblant les tranches et en reconstituant le tubercule, la respiration reste encore beaucoup plus intense que dans le tubercule intact.

On a trouvé : pour un tubercule intact, $4^{mg},8$ d'anhydride carbonique par heure; pour le même, coupé en tranches isolées, $17^{mg},6$; pour le même reconstitué, 10 milligrammes.

2° *Influence de la température.* — A mesure que la température s'élève, l'intensité de la respiration augmente, mais sans qu'il y ait proportionnalité entre les accroissements thermiques et les accroissements de consommation d'oxygène.

D'une manière générale, pour les températures moyennes et élevées, c'est-à-dire comprises entre 10 et 45-50 degrés, les accroissements d'intensité respiratoire qui correspondent aux degrés successifs augmentent jusqu'à un certain *optimum thermique*, pour diminuer ensuite aux températures plus élevées, ce qui a lieu aux environs de 45 degrés.

La dépression indique un commencement d'action nuisible de la chaleur et annonce la proximité de la température maximum, à laquelle la plante meurt. Dès que le maximum thermique se réalise, une chute brusque se produit dans le dégagement de l'anhydride carbonique.

Pour les Lichens, par exemple, la respiration est encore normale après trois jours de séjour dans une atmosphère à 45°, et, après quinze heures, à 50°; tandis qu'une température de 45°, agissant pendant un jour, suffit déjà à annuler l'assimilation chlorophyllienne.

L'optimum de température est d'ordinaire voisin du maximum. Pour les tubercules de Pomme de terre, par exemple, l'optimum est de 45°, et le maximum d'environ 50°; pour la Vesce et le Lupin jaune, les mêmes limites sont de 40 et 50°.

Si l'on porte en abscisses les températures successives, à partir de 0°, et en ordonnées les intensités respiratoires, en joignant ensuite les points

ainsi définis, on obtient une branche de parabole, dont l'axe est perpendiculaire à la ligne des abscisses.

La quantité Q d'anhydride carbonique dégagée est donc liée à la température t par une équation de la forme :

$$Q = a + bt^2,$$

a et b représentant deux constantes propres à la plante considérée.

Au-dessous de 10°, les variations d'intensité respiratoire deviennent minimes, et, au-dessous de zéro, la respiration est si faible dans la majorité des espèces qu'elle échappe à la mesure. Parmi les plantes où elle conserve encore une valeur sensible, on remarque le Lupin et le Blé, les Conifères (Epicéa), certains Lichens (Evernia) et Champignons (Dédalée).

Pour les plantules de Maïs, la respiration est trois fois plus intense à 35° qu'à 18° ; elle double de valeur chez un Lupin blanc, qui passe de 12 à 20° ; elle est quintuplée dans l'Epicéa (*Picea excelsa*), qui passe de 15 à 20°.

3° *Influence de l'éclairement.* — La *lumière* exerce sur la respiration une *action nettement retardatrice*. Il est constant que la plante consomme moins d'oxygène et produit moins d'anhydride carbonique à la lumière qu'à l'obscurité.

Ce retard est dû essentiellement aux radiations rouges, accessoirement aux radiations bleues et violettes. Les rayons verts n'exercent aucune action : aussi la lumière qui tombe sur la plante, après avoir traversé une dissolution de chlorophylle, se comporte-t-elle sensiblement comme l'obscurité.

L'influence déprimante de la lumière n'a été bien déterminée que pour les *plantes sans chlorophylle* (Champignons....) : chez elles, la diminution d'intensité respiratoire, imputable à la lumière, varie de $\frac{1}{3}$ à $\frac{1}{20}$.

Le maximum est réalisé chez l'Agaric champêtre, qui peut en effet ne dégager à la lumière, selon l'âge, que les $\frac{2}{3}$ de l'anhydride carbonique qu'il produit à l'obscurité.

On a trouvé, par exemple, pour ce Champignon :

CO^2 à l'obscurité $= 52^{mg}.8$; à la lumière, $39^{mg},6$; soit une diminution d'un quart.

Pour le Passerage cultivé (Cresson alénois), la dépression n'est que de $\frac{1}{10}$; pour le *Monotropa*, Phanérogame dépourvue de chlorophylle, de $\frac{1}{5}$ environ.

Si l'on opère avec des *plantes vertes*, on ne peut les exposer

à la lumière sans masquer du même coup la respiration, à cause de la concomitance de l'assimilation chlorophyllienne.

Pour déterminer dans ce cas l'influence de la lumière sur la respiration, on fait intervenir préalablement une dose convenable d'anesthésique, qui suspend l'action chlorophyllienne (p. 581).

La respiration n'est pas modifiée ; car, à l'obscurité, les échanges gazeux d'une plante verte anesthésiée ne diffèrent pas sensiblement de ceux de cette même plante intacte.

Toutefois, il survient ici une cause d'incertitude, provenant de l'impossibilité où l'on se trouve de savoir, si la dose d'anesthésique est juste suffisante pour suspendre entièrement l'activité assimilatrice de la chlorophylle à la lumière, ou si, étant un peu trop forte, elle n'a pas exercé un commencement d'altération de la substance protoplasmique.

Il est d'ailleurs nécessaire de toujours s'assurer que la plante anesthésiée assimile de nouveau l'anhydride carbonique, comme avant l'expérience, après avoir séjourné pendant quelque temps à l'air libre.

4° *Influence de la pression de l'oxygène.* — L'intensité respiratoire, mesurée par le volume de l'anhydride carbonique dégagé, augmente avec la pression de l'air ambiant, plus généralement avec celle de l'oxygène, entre deux limites de pression, variables avec la nature et l'âge de la plante, et aussi avec la durée de l'expérience. Mais les différences sont souvent minimes pour des variations de pression assez étendues, d'une ou plusieurs atmosphères, par exemple, en sorte qu'il devient difficile de préciser l'optimum de pression.

D'une manière générale, pour des *expériences de longue durée*, l'optimum correspond à une pression d'oxygène voisine de celle qu'offre ce gaz dans l'air, sinon cette pression elle-même ; pour une *durée courte*, d'une demi-heure par exemple, c'est une pression plus élevée.

a) Considérons d'abord les *pressions d'oxygène supérieures à la pression de ce gaz dans l'air, soit* $\frac{1}{5}$ *d'atmosphère.*

Les plantes soumises à l'expérience sont placées dans un récipient, où l'on refoule de l'air ou de l'oxygène pur jusqu'à atteindre la pression voulue, mesurée par un manomètre à air comprimé, annexé à l'appareil. Après l'expérience, le gaz comprimé passe lentement dans des tubes à baryte, qui permettent de doser l'anhydride carbonique.

Quand on opère simplement à la pression atmosphérique, on établit un courant d'air lent dans le récipient, à la vitesse de 2 à 3 litres par

heure, au moyen d'un aspirateur, (fig. 732, *f*) : après quoi, le gaz passe dans les tubes à baryte, avant d'arriver à ce dernier.

En règle générale, les pressions d'oxygène croissantes commencent par accélérer la production de l'anhydride carbonique pendant quelque temps, 1 ou 2 heures par exemple, plus ou moins nettement, selon les espèces. Puis survient une dépression respiratoire, d'autant plus précoce que l'accroissement de pression d'oxygène a été plus grand.

Après un séjour de 2 à 4 heures dans l'oxygène pur, comprimé à 2 et jusqu'à 5 atmosphères, les plantes, exposées de nouveau à l'air pur, offrent pendant quelque temps une respiration plus intense que la respiration normale. Pour le Maïs, l'augmentation de poids de l'anhydride carbonique exhalé pendant cette période transitoire peut atteindre 50 p. 100.

Voici quelques résultats relatifs au Pois. Un lot de plantules a dégagé en une demi-heure sensiblement le même poids d'anhydride carbonique dans l'oxygène pur à la pression de 1 atmosphère que dans l'air libre. Si l'expérience se prolonge dans l'oxygène pur pendant 48 heures, on constate le plus souvent un accroissement net d'intensité respiratoire ; après quoi survient la période de dépression.

En une demi-heure, un autre lot a donné : dans l'air $10^{mg},3$ d'anhydride carbonique ; dans l'air comprimé à 5 atmosphères, après 60 heures de séjour préalable, $9^{mg},4$. Exposé de nouveau à l'air libre, il a dégagé successivement de 16 à 18 milligrammes par demi-heure, selon le moment de l'analyse.

Un troisième lot a dégagé, après un court séjour préalable dans l'oxygène pur à 2 atmosphères, 34 milligrammes de gaz carbonique ; dans l'oxygène pur à 4 atmosphères, 35 milligrammes. Au bout de deux à trois heures, la dépression était déjà très marquée.

Dans le Maïs, la proportion d'anhydride carbonique augmente de 18 p. 100, quand les plantules passent de l'air dans l'oxygène pur, et de 37 p. 100, quand, de ce dernier gaz, elles passent dans l'oxygène à 2 atmosphères, la durée de l'expérience étant courte. Dans ce cas, l'optimum de pression d'oxygène est bien supérieur à la pression de ce gaz dans l'air ; mais il suffit de prolonger l'expérience, pour se rendre compte qu'ici encore l'excitation respiratoire n'est que transitoire.

Ainsi, aux pressions voisines d'une atmosphère ou plus élevées, l'oxygène, qu'il soit pur ou considéré dans l'air, finit par provoquer la mort de la plante. Mais ce résultat n'est pas attribuable à une exaltation des oxydations intracellulaires, puisque, sous les hautes pressions d'oxygène, les plantes n'exhalent dès l'abord, étant encore très actives, qu'une quantité d'anhydride carbonique à peine plus élevée que la quantité normale. C'est seulement aux pressions voisines de celle qu'offre l'oxygène dans l'air que ce gaz exerce son action vivifiante d'une manière durable.

b) Aux *pressions d'oxygène inférieures à* $\frac{1}{5}$ *d'atmosphère*, l'intensité de la respiration ne diminue pas sensiblement, tant que la pression de l'oxygène, considéré seul, ne descend pas à environ 4 p. 100 (au lieu de 21 p. 100). Ainsi, pour une pression réduite à la moitié ou au quart de ce qu'elle est dans l'air, soit $\frac{1}{10}$ ou $\frac{1}{20}$ d'atmosphère, le dégagement d'anhydride carbonique ne diffère pas de celui qui se produit dans l'air libre.

On n'observe pas non plus de diminution dans un mélange d'un volume

d'oxygène et de quatre d'hydrogène, gaz inerte, comme l'azote ; mais elle devient nette dans le mélange de 1 volume d'oxygène et de 19 d'hydrogène, dans lequel la pression de l'oxygène n'atteint plus que le quart environ de celle de l'oxygène atmosphérique. On a trouvé, par exemple, pour des plantules d'Hélianthe annuel (Soleil) : dans l'air, 14 milligrammes CO^2 ; dans l'air étendu au $\frac{1}{20}$ par l'hydrogène, soit 1 p. 100 d'oxygène, $10^{mg}CO^2$, nombre qui a été ensuite retrouvé pour les mêmes plantules, exposées à nouveau à l'air.

Certaines espèces sont, sous le rapport des besoins d'oxygène, beaucoup moins exigeantes que d'autres. Ainsi, des fleurs d'Anémone (*A. Japonica*), des fruits de Prunier, des plantules d'Hélianthe annuel, produisent encore, à la très faible pression d'oxygène de 2 centièmes d'atmosphère, la même quantité d'anhydride carbonique qu'à l'air libre ; tandis que des plantules de Navet (*Brassica Napus*), de Courge (*Cucurbita melanospermum*), en dégagent beaucoup moins. La nature du phénomène respiratoire n'est d'ailleurs pas altérée dans ces conditions ; car le rapport respiratoire (p. 611) reste constant pendant la courte durée de l'expérience.

Toutefois, dans la généralité des plantes, la respiration normale se complique déjà de la respiration intramoléculaire, lorsque la pression de l'oxygène descend à environ à 3 centièmes (p. 617).

Dans l'air raréfié, ou dans un milieu gazeux inerte, dépourvu d'oxygène, les organes irritables des plantes normalement douées de mouvement, comme les feuilles de la Sensitive, perdent leur motilité. A une pression suffisamment élevée, l'oxygène produit le même effet.

Rôle respiratoire des hydrates de carbone et des corps gras. — Parmi les composés organiques, soumis à la combustion respiratoire, les *hydrates de carbone* et les *corps gras* jouent un rôle important.

On sait que, dans les caves où la température reste supérieure à zéro degrés, les tubercules de Pomme de terre offrent une saveur d'autant plus sucrée que leur séjour se prolonge davantage dans ce milieu : le glucose résulte, on le sait (p. 113), de l'action lente de la diastase sur l'amidon.

Or, en exposant des tubercules intacts à l'action d'une température de 20° environ dans une étuve, on ne constate qu'une accumulation insignifiante de principes sucrés, bien que les conditions de leur production soient plus favorables. Cela tient précisément à l'accroissement d'intensité de la respiration, corrélative d'une plus grande consommation de cet hydrate de carbone, contrairement aux basses températures, où la respiration est presque suspendue.

On a constaté, de même, que des feuilles de Fève, normales ou étiolées, et détachées de la plante, respirent plus activement, lorsqu'elles plongent par leur base dans un liquide sucré, que

lorsqu'elles plongent seulement dans l'eau pure, et sans pour cela que le rapport respiratoire change.

On verra plus loin (p. 645 et 646), à propos de la calorification, marque sensible d'une grande activité respiratoire, un autre exemple du rôle des hydrates de carbone, comme combustible organique.

II. — RESPIRATION DE LA RACINE

Importance du phénomène. — Tandis que les organes aériens de la plante puisent librement dans l'air l'oxygène nécessaire à leur respiration, la racine est souvent entravée dans l'accomplissement de ses échanges gazeux par le sol ambiant, ce qui engendre l'anémie de la plante entière et donne plus de prise aux parasites.

Plus le sol est meuble, plus la circulation de l'air y est assurée : la respiration s'exerce alors normalement, c'est-à-dire que le volume d'oxygène absorbé dépasse un peu celui de l'anhydride carbonique exhalé.

Plus le sol est compact, plus son atmosphère s'appauvrit en oxygène et se charge d'anhydride carbonique ; la gêne qui en résulte pour la respiration se traduit alors par un ralentissement de la croissance, suivi bientôt de dépérissement.

C'est ainsi que, dans les plantations des villes, où le sol empierré ou bitumé est insuffisamment aéré, les arbres dont les bourgeons éclosent tardivement offrent presque toujours des racines en état d'asphyxie, comme en témoigne nettement l'analyse de l'atmosphère gazeuse du sol. Les labours n'ont pas d'autre but que de renouveler périodiquement l'atmosphère terrestre, et cette pratique est surtout nécessaire dans les sols argileux, qui, à la longue, se tassent au point de devenir presque imperméables.

La viciation de l'atmosphère du sol n'est pas seulement due à la respiration des racines. Elle se complique de l'action des ferments terrestres (Bactériacées), les uns avides d'oxygène (Bactérie nitrique,...), les autres anaérobies (Bacille amylobacter,...) : tous ces organismes dégagent activement de l'anhydride carbonique.

Nocivité de l'anhydride carbonique. — L'action toxique de

l'anhydride carbonique sur les racines a été mise en lumière par divers essais.

Lorsqu'on plonge, par exemple, la racine de jeunes Marronniers dans une atmosphère d'anhydride carbonique pur, la mort survient au bout de sept à huit jours ; dans l'hydrogène ou dans l'azote, gaz inertes, la plante peut résister pendant treize ou quatorze jours.

Des graines, mises en germination dans une atmosphère confinée, formée d'un mélange d'air et d'anhydride carbonique, éprouvent déjà un ralentissement notable dans leur croissance et leur verdissement, pour une proportion de quatre centièmes de ce dernier gaz : lorsque cette proportion s'élève à 30 p. 100, les plantules meurent.

En faisant agir l'anhydride carbonique, non plus directement sur la plante, mais sur le sol même où végète la racine, on observe, selon l'espèce, une action retardatrice très inégale dans le développement. Le Blé et le Haricot, par exemple, sont relativement peu sensibles à l'action du gaz carbonique qui circule dans la terre ambiante, puisque le poids des plantules obtenues n'est guère inférieur à celui des plantules de même âge, développées normalement : les différences sont au contraire assez fortes pour le Seigle et le Lupin.

Extraction des gaz du sol. — Pour extraire l'atmosphère terrestre à diverses profondeurs, on utilise une *sonde* spéciale, qui consiste essentiellement en un long tube d'acier, de 2 à 3 centimètres de diamètre intérieur, dans lequel glisse à frottement doux une tige de même métal.

Au moment de procéder à une prise de gaz, on enfonce la tige dans le tube jusqu'à en faire sortir la pointe par l'ouverture inférieure ; après quoi, disposant sur la tige un capuchon approprié, on fait pénétrer l'appareil dans le sol à coups de maillet, jusqu'à la profondeur voulue. On retire ensuite le capuchon ; on visse sur la tige une manette, et on soulève lentement cette dernière : le tube se remplit ainsi de l'atmosphère terrestre, qui correspond au niveau étudié. Avant de retirer entièrement le piston, on ferme un robinet, placé à quelques centimètres au-dessous du sommet du tube ; puis on fait passer le gaz à analyser dans une pompe vide d'air, et enfin dans des éprouvettes.

L'analyse gazeuse se fait ensuite à l'aide de l'appareil précédemment décrit (fig. 717).

On a constaté de la sorte que, dans les sols nus ou cultivés, la proportion d'anhydride carbonique varie d'ordinaire de 1 à 2 p. 100, au lieu de $\frac{3}{10000}$, comme dans l'air libre ; les terres riches en humus en renferment 3 et 4 p. 100. Quant aux sols de prairies non remués, et surtout ceux infiltrés de matières organiques, ils peuvent contenir la proportion considérable de 10 p. 100 de gaz carbonique.

Dans les plantations des villes, à Paris notamment, les racines des

arbres atteints de langueur ou à feuillaison tardive végètent généralement dans un sol pourvu d'au moins 3 ou 4 p. 100 d'anhydride carbonique et de 16 p. 100 seulement d'oxygène. Mais la viciation peut être

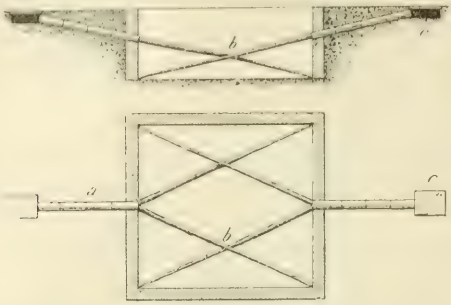


Fig. 735. — Dispositif rationnel d'irrigation (profil et face). — *c*, grille, fermant l'ouverture d'accès de l'eau ; *a*, tuyaux en terre cuite, aboutissant vers le milieu de la paroi la plus voisine du trou d'arbre ; cette paroi est garnie d'une couche de limon ; *b*, troncs de Pin, partant par paires de chaque ouverture du tuyau ; ils transmettent lentement l'eau à la terre ambiante, par imbibition.

portée beaucoup plus loin, comme en témoignent les nombres suivants, relatifs à une profondeur de 50 centimètres :

Pour un Ailante tardif :	$CO^2 = 4,3$ p. 100.	$O = 13,4$ p. 100.
Pour un Ailante très tardif :	$= 10,4$ —	$= 9,4$ —
— — — :	$= 24,8$ —	$= 3,1$ —

Dans ce dernier individu, la racine de l'arbre se trouvait en pleine putréfaction.

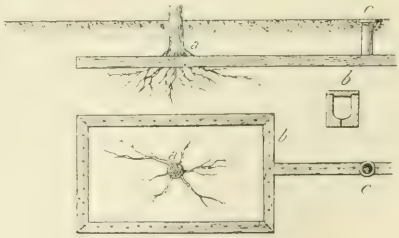


Fig. 736. — Autre dispositif d'irrigation (profil et face). — *c*, orifice donnant passage à l'eau ; *b*, conduite rectangulaire en bois, perforée ; *b* (à droite), section de cette conduite ; *a*, racine.

Au contraire, pour un Ailante vigoureux, on a trouvé les proportions gazeuses normales : $CO^2 = 1,6$ p. 100 ; $O = 18,6$ p. 100.

Le nombre des arbres atteints d'asphyxie dépend évidemment, outre l'état du sol, du mode de végétation de la racine considérée. Ce nombre est relativement faible pour les Marronniers, dont les racines ne s'écartent guère des couches superficielles ; au contraire, les Platanes, dont les

racines sont profondes et traçantes, exigent un sol meuble et frais, d'autant plus que leur respiration, ainsi du reste que leur croissance, sont très actives. Aussi n'évite-t-on la langueur et le dépérissement de ces arbres, dans les avenues, qu'à force de les élaguer à la cime, au grand dommage de la beauté de leur port.

La différence d'aération du sol des avenues est très sensible, selon qu'on la considère au niveau des grilles qui entourent la base des arbres, ou sous le bitume adjacent. On a trouvé, par exemple : sous la grille, à $0^m,50$ de profondeur : $CO^2 = 3$ p. 100 et $O = 16,2$ p. 100 ; sous le bitume, à $0^m,90$ du bord et à $0^m,35$ de profondeur : $CO^2 = 13$ p. 100 et $O =$ zéro.

Ce qui diminue encore la perméabilité du sol au pied des arbres, ce sont les arrosages par les cuvettes, creusées à cet effet. Les particules d'argile et autres, entraînées avec l'eau, finissent, en effet, par obstruer entièrement le sol sous-jacent. Aussi est-il nécessaire, lors de la mise des arbres en place, de les entourer d'une terre suffisamment pourvue de sable et de gravier, et non d'une pâte trop fine.

Drainage du sol. — On ne peut guère remédier efficacement à l'aération insuffisante du sol que par des drainages appropriés.

Les figures 735 et 736 donnent le plan de deux dispositifs, mis à l'essai dans quelques villes pour l'entretien des plantations.

III. — ÉCHANGES GAZEUX EN GÉNÉRAL CHEZ LES PLANTES AQUATIQUES

Composition de l'air dissous. — L'air dissous dans l'eau, qui alimente la respiration des plantes submergées, offre une proportion d'oxygène et d'anhydride carbonique plus élevée que l'air atmosphérique.

Les volumes relatifs des gaz atmosphériques, capables de se dissoudre dans l'eau, sont entre eux comme les produits respectifs des pressions de ces gaz dans l'air par leurs coefficients de solubilité vis-à-vis de l'eau, c'est-à-dire comme $0,04 \times 20,8$, pour l'oxygène ; $0,02 \times 79,1$, pour l'azote et $1,79 \times 0,04$, pour l'anhydride carbonique ; 0,04, 0,02 et 1,79, représentant les coefficients de solubilité des trois gaz à 0°, et 20,8, 79,1 et 0,04, leurs pressions respectives en centièmes d'atmosphère.

A la température de 15°, un litre d'eau normalement aérée renferme environ 30 centimètres cubes d'air dissous, supposé mesuré à la pression normale ; on l'extrait au moyen de la machine pneumatique à mercure.

Les résultats d'analyse de cet air concordent avec la composition centésimale théorique, calculée d'après les données précédentes. On trouve :

Air dissous dans l'eau, à 15°	O = 34 p. 100.	Air libre	O = 20,8 p. 100.
	Az = 63,8 —		Az = 79,16 —
	CO^2 = 2,2 —		CO^2 = 0,04 —

Quand l'équilibre de pression est établi entre les gaz

dissous dans l'eau et l'atmosphère ambiante, la composition de l'air dissous est nécessairement la même à tous les niveaux, dans la masse d'eau considérée. En sorte que l'être qui habite les profondeurs de la mer, malgré l'énorme pression qu'il y supporte, respire comme celui qui se tient dans les eaux superficielles ; les analyses des eaux, extraites des grandes profondeurs, le prouvent d'ailleurs directement. C'est en quelque sorte l'atmosphère externe avec les pressions propres de ses divers gaz, mais non avec les mêmes proportions, qui se prolonge dans les océans.

Fig. 737. — Cornifle submergée (*Ceratophyllum submersum*); *b*, feuille, à divisions finement denticulées. — La tige plonge en partie dans la gélatine (*a*) ; le tube de l'entonnoir communique avec la machine pneumatique à mercure, ce qui permet de recueillir les gaz diffusés au travers de la plante.

La diffusion gazeuse (p. 518), dans les organes submergés pourvus d'un épiderme (tige et feuille), se fait essentiellement au travers de la cuticule, ordinairement mince chez les plantes aquatiques ; les stomates, en effet, manquent ou tout au moins sont peu nombreux. La vitesse de diffusion est plus grande pour l'oxygène que pour l'azote, et beaucoup plus grande encore pour l'anhydride carbonique. La composition de l'air diffusé au travers de la cuticule montre que le phénomène s'effectue à peu de chose près comme au travers d'une lame d'eau.

Pour *recueillir les gaz diffusés* au travers d'une plante aquatique, on inclut partiellement un pied d'Elodée ou de Cornifle dans la gélatine, l'appareil étant submergé ou laissé à l'air libre (fig. 737). On fait le vide en *c*, au moyen de la pompe pneumatique à mercure, et quand les gaz se sont dégagés en quantité suffisante dans l'espace vide de la machine, on les recueille dans une éprouvette, pour les soumettre à l'analyse, au moyen de l'appareil déjà décrit.

On trouve ainsi que l'oxygène se diffuse environ deux fois plus vite que l'azote, au travers de la plante.

Composition de l'atmosphère interne des plantes aquatiques. — Chez les plantes aquatiques submergées, le parenchyme est d'ordinaire très lacuneux (fig. 457), et c'est dans

l'atmosphère qui remplit ces lacunes, sorte de vaste bulle d'air rameuse, que les cellules puisent librement, s'il y a lieu (organes incolores), l'oxygène et rejettent l'anhydride carbonique.

Pour déterminer la composition de cette *atmosphère interne*, on en provoque le départ, sous forme de bulles, soit par les solutions de continuité, telles que déchirures dues à des animaux aquatiques, soit par des sections pratiquées directement sur la plante. Il faut pour cela que la pression de l'atmosphère interne devienne supérieure à celle des gaz dissous dans l'eau ambiante, c'est-à-dire supérieure à la pression barométrique, circonstance réalisée, soit par une légère élévation de température de l'eau, soit par une diminution de la pression extérieure.

Un petit bouquet d'Elodée (fig. 723), plongé dans une eau dont on élève faiblement la température, puis exposé à une lumière diffuse faible pour rendre négligeable l'assimilation chlorophyllienne, abandonne sous forme de bulles, par la section des tiges, près de deux centimètres cubes de gaz par heure, que l'on reçoit au fur et à mesure dans une éprouvette.

Plus directement, on provoque une abondante émission de bulles, en remplaçant l'eau dans laquelle végète la plante par de l'eau sursaturée d'anhydride carbonique (eau de Seltz).

L'atmosphère interne est normale. — La composition des gaz ainsi recueillis est *sensiblement la même que celle de l'air libre ;* de sorte que, même les cellules les plus profondes du corps respirent aussi librement, que si elles se trouvaient au contact direct de l'atmosphère extérieure. La respiration tend, il est vrai, à troubler l'atmosphère intérieure : mais ce trouble ne saurait être appréciable pour l'anhydride carbonique, à cause de sa grande vitesse de diffusion.

Remarquons que les bulles gazeuses qui se dégagent lentement de la surface naturelle des plantes submergées ne représentent pas uniquement, comme celles issues des sections, de l'air atmosphérique, mais un air un peu plus riche en oxygène et plus pauvre en azote, à cause de la diffusion, dans ces bulles, de l'air dissous dans l'eau, et inversement.

Cas des plantes vertes insolées. — Dans les plantes vertes aquatiques, exposées à la lumière, chez lesquelles les échanges gazeux sont, comme l'on sait, non plus d'ordre respiratoire, mais d'ordre chlorophyllien (absorption d'anhydride carbonique et dégagement d'oxygène), les effets de la sursaturation de l'eau, due à l'élévation de température au soleil, se compliquent de ceux de l'action chlorophyllienne.

Au fur et à mesure que l'anhydride carbonique des lacunes est assimilé, celui de l'eau ambiante le remplace, grâce à sa grande diffusibilité : mais il n'en est pas de même pour l'oxy-

gène, émis par le parenchyme vert. Étant peu diffusible dans l'eau, l'oxygène tend à s'accumuler dans les lacunes et à y accroître la pression, ce qui occasionne, comme précédemment, la sortie de bulles, mais cette fois d'un air riche en oxygène ; parallèlement s'effectue une nouvelle diffusion des gaz (anhydride carbonique.... de l'eau ambiante vers les lacunes.

SECTION II

VIE ASPHYXIQUE OU RESPIRATION INTRAMOLÉCULAIRE

Définition. — Lorsque l'oxygène libre vient à se raréfier ou à manquer dans l'atmosphère qui entoure la plante, par exemple dans le vide, ou dans un gaz inerte, comme l'hydrogène ou l'azote, l'être vivant entre dans une phase critique, caractérisée par la cessation de la croissance, l'abolition des mouvements protoplasmiques et, en outre, par une émission continue d'anhydride carbonique, évidemment indépendante de l'oxygène libre.

Ce phénomène asphyxique commence à se manifester, lorsque la proportion d'oxygène de l'air ambiant descend à 2 ou 3 p. 100, comme le prouve l'accroissement du rapport respiratoire, resté jusqu'alors constant (p. 617).

Dans cet *état d'asphyxie*, la plante va en s'affaiblissant peu à peu, et, après une résistance plus ou moins longue selon sa nature et la composition de ses sucs, elle succombe.

La production asphyxique d'anhydride carbonique a été désignée encore sous le nom de *respiration intramoléculaire*, par opposition à la respiration normale, dans laquelle la production du même gaz est liée à une fixation préalable d'oxygène libre.

Cette appellation est acceptable, si, par respiration, on entend, d'une manière générale, le moyen employé par la plante pour créer l'énergie nécessaire à son activité ; le terme d'*intramoléculaire* indique alors simplement que la source de cette énergie, comme du reste celle de l'anhydride carbonique, est à rechercher dans des décompositions organiques intimes, intraprotoplasmiques, autres que des oxydations.

Démonstration de la respiration intramoléculaire. — *a*) Pour mettre en évidence et mesurer le dégagement d'anhy-

dride carbonique en l'absence d'oxygène libre, on peut utiliser l'*appareil à renouvellement gazeux continu* (fig. 732), en faisant passer lentement sur les plantes soumises à l'expérience, grâce à un aspirateur, non de l'air, mais de l'hydrogène strictement pur.

On voit alors les tubes à eau de baryte (*c*, *d*) se troubler, comme au cours de la respiration normale. Toutefois, en renouvelant les tubes toutes les heures, on constate qu'au lieu d'obtenir un poids sensiblement constant de carbonate de baryum pendant les heures successives, comme dans la respiration normale, ces poids vont en diminuant, ce qui témoigne du dépérissement progressif de la plante.

b) On peut encore exposer les plantes étudiées au *vide barométrique*. Le plus simple est de construire un baromètre avec un tube suffisamment large et de faire monter dans le vide quelques graines en voie de germination, imbibées d'eau, par exemple des Lupins, dont la racine commence à poindre au dehors.

Peu à peu, le niveau du mercure s'abaisse, par suite du dégagement de l'anhydride carbonique ; car il suffit de faire passer quelques gouttes de potasse dans la chambre barométrique, au moyen d'une pipette courbe, pour voir la colonne mercurielle s'élever à nouveau.

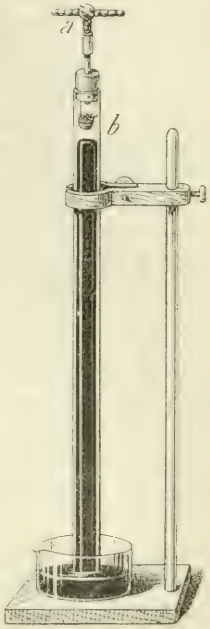


Fig. 738. — Dégagement d'anhydride carbonique dans le vide barométrique. — *a*, robinet à trois voies, servant ici à faire le vide à la trompe ; *b*, graines en germination.

Si l'on emploie le dispositif de la figure 738, plus pratique pour l'introduction des graines, on fait le vide au moyen d'une trompe à eau, grâce au robinet (*a*), qui traverse le bouchon de caoutchouc ; mais il faut avoir soin de vérifier préalablement que l'appareil tient bien le vide.

Intensité de la respiration intramoléculaire. — L'activité du dégagement d'anhydride carbonique pendant l'asphyxie varie avec la nature et l'âge de la plante.

Si l'on dose ce gaz, comme il vient d'être dit, pour les plantes les plus diverses, prises à des états variés de développement, et si l'on compare les poids (*i*) ainsi obtenus à ceux qui correspondent à la respiration nor-

male (n), on trouve que *l'intensité de la respiration intramoléculaire est d'ordinaire plus faible que l'intensité de la respiration normale;* qu'en d'autres termes, le rapport $\frac{i}{n}$ des poids ou volumes d'anhydride carbonique émis dans les deux cas est inférieur à l'unité.

Pour de très jeunes plantules d'Hélianthe annuel, ce rapport $\frac{i}{n} = 0.3$; pour les mêmes plantules avec racines de deux centimètres, $\frac{i}{n} = 0,5$.

Pour le Blé, les valeurs correspondantes sont : 0,3 (racines de 1 mill.) et 0,4 (racines de 1 centimètre).

On a trouvé, en outre : 0,3, pour les plantules de Courge et de Chanvre ; 0,2, pour le Lupin jaune ; 0,1, pour la Moutarde blanche, et 0,07 seulement, pour de jeunes rameaux d'Epicéa ou Pesse (*Picea excelsa*), préalablement privés de feuilles. On voit que, dans ces dernières plantes, le dégagement asphyxique d'anhydride carbonique est presque nul.

Par exception, dans le Pois, la Fève, le Ricin, le dégagement gazeux est sensiblement le même dans les deux cas. Pour le Pois, on a trouvé, après un séjour d'environ une heure, successivement dans l'air et dans l'hydrogène : $\frac{i}{n} = 0.99$ (plantules avec racine de 5 à 10 centimètres) et 1,19 (plantules avec racine d'un demi-centimètre).

Influence des principes dissous. — La nature et la proportion des principes contenus dans la plante, au moment de la mise en asphyxie, joue un rôle important dans l'intensité de la respiration intramoléculaire.

Dans la Pomme de terre, par exemple, le dégagement d'anhydride carbonique augmente avec la richesse du tubercule en sucre.

Des Moisissures (Mucor, Pénicille), nourries avec des peptones et de l'acide quinique, ne dégagent plus ou presque plus de gaz carbonique, lorsqu'elles séjournent dans l'hydrogène ; tandis qu'elles en produisent abondamment au cours de leur respiration normale. Mais il suffit de remplacer l'acide quinique par le glucose, pour que, même en l'absence complète d'oxygène, le dégagement d'anhydride carbonique reste très actif. Dans ces mêmes Moisissures asphyxiées, cultivées en milieu sucré, le dégagement de l'anhydride carbonique est entravé par les acides ; tandis que ces derniers n'altèrent pas sensiblement la respiration normale.

On voit par là que les matériaux consommés pendant la respiration libre (p. 625) ne sont pas nécessairement les mêmes que ceux qui alimentent la vie asphyxique.

Influence de la température. — L'intensité de la respiration intramoléculaire, aussi bien que celle de la respiration normale, croît avec la température.

Pour le Blé et le Lupin, l'optimum thermique est d'environ 40 degrés pour la respiration intramoléculaire dans l'hydrogène, comme pour la respiration normale.

Toutefois, les accroissements en anhydrique carbonique exhalé, considérés de 5 en 5 degrés à partir de 0°, sont de valeur très différente dans les deux cas, comme le montre la courbe des deux dégagements. Pour la respiration normale, l'accroissement maximum correspond au passage de 20 à 25° ; pour la respiration intramoléculaire, au passage de 35 à 40 degrés.

Le rapport $\frac{i}{n}$, précédemment défini, varie donc avec la température.

Au-dessus de 40°, les analyses accusent une chute brusque dans le dégagement de l'anhydride carbonique, indice du dépérissement de la plante asphyxiée.

Asphyxie d'une plante pourvue d'hydrates de carbone : fermentation alcoolique. — Les décompositions qui se produisent au sein des tissus vivants, pendant la période d'asphyxie, ne se traduisent pas seulement par une émission d'anhydride carbonique.

Quand le suc cellulaire renferme du sucre (glucoses, sucre de canne, maltose), ou encore des réserves capables d'en engendrer, comme l'amidon en présence de la diastase, alors la consommation de ces hydrates de carbone est accompagnée, en outre, d'une production d'*alcool* (C^2H^6O), qui s'accumule dans le suc de la plante, en même temps que l'anhydride carbonique se dégage. Dans ce cas, l'action coagulante exercée par l'alcool sur le protoplasme ne peut que hâter la mort de la plante.

Cette production simultanée d'anhydride carbonique et d'alcool, aux dépens de principes sucrés, en l'absence d'oxygène libre, a été constatée pour les plantes ou portions de plantes les plus diverses, notamment pour certaines racines, asphyxiées par une submersion prolongée ou par leur pénétration dans une couche imperméable d'argile (Pommier....) ; de même, pour des fruits sucrés (poire), des tubercules (Pomme de terre), des bulbes (Jacinthe, Tulipe), des racines (Betterave), etc., abandonnés dans le vide.

Mais cette production est particulièrement remarquable chez certains Champignons, notamment chez les Levures, où le phénomène, source de tous les alcools industriels, est connu sous le nom de *fermentation alcoolique* (voy. *Levure*).

Les fruits qui viennent à manquer d'air par un séjour prolongé en vase clos, produisent non seulement de l'alcool et de l'anhydride carbonique, mais encore de l'acide acétique, de l'azote libre et parfois de l'hydrogène. Dans ces conditions, ils s'amollissent vite et se décomposent.

Ajoutons que de l'alcool prend aussi naissance dans les Mollusques bivalves asphyxiés (Moule, *Tapes*), aux dépens du glycogène, si abondant dans leur glande digestive, ou encore aux dépens d'un sucre ajouté à l'eau désaérée, dans laquelle vivent ces animaux. Préalablement à la fermentation, le glycogène est converti en glucose, de même que le saccharose, donné aux Levures en aliment, est interverti par elles, c'est-à-dire transformé par hydratation en dextrose et lévulose, sucres fermentescibles, avant d'être transformé (p. 121).

L'alcool constitué ainsi au cours de l'asphyxie, s'isole par distillation ; l'odeur du liquide distillé suffit souvent à le reconnaître. Du reste, en présence de l'acide sulfurique, l'alcool donne lieu à des vapeurs d'éther, et le mélange oxydant de bichromate de potassium et d'acide sulfurique prend une teinte verte en présence de l'alcool, par suite de la réduction de l'acide chromique en sesquioxyde de chrome.

Idée générale du phénomène de la respiration. — En résumé, la cause première du phénomène de la respiration, grâce auquel la plante crée l'énergie qui est nécessaire à sa permanence, réside *dans le protoplasme même*, et non dans l'oxygène absorbé, puisque cette même production d'énergie peut avoir lieu aussi en l'absence de ce gaz.

Aussi bien, l'oxygène libre ne doit-il pas être considéré comme agissant directement sur les sucres et autres principes oxydables du suc cellulaire, pour engendrer l'anhydride carbonique, mais bien sur la molécule protoplasmique elle-même, à laquelle ces principes sont d'abord incorporés par assimilation, au fur et à mesure de leur entrée dans la cellule.

En raison même de sa constitution chimique si complexe et de son état particulier d'agrégation, la matière vivante se trouve être le siège d'affinités énergiques pour l'oxygène, et la vie ne dure qu'à la condition que ces affinités soient satisfaites.

La chose, on vient de le voir, peut se faire de deux manières.

1° Dans l'état normal, c'est l'oxygène libre qui neutralise

ces affinités, au fur et à mesure que de nouvelles molécules protoplasmiques procèdent du travail de l'assimilation, et alors la pression de l'oxygène atmosphérique suffit pleinement à cette neutralisation, puisque les pressions plus élevées n'augmentent pas sensiblement l'intensité de la respiration.

2° Dans l'état d'asphyxie, au contraire, ce sont les réactions réciproques de certains groupements oxygénés de la molécule vivante, qui satisfont aux mêmes affinités, et il n'est pas impossible que ces réactions intimes, indépendantes de l'oxygène libre, en d'autres termes ; asphyxiques, se produisent aussi au cours de la respiration normale.

Dans l'un et l'autre cas, mais plus activement dans la respiration normale, de l'*énergie vitale*, raison d'être du phénomène, est créée, ainsi que tout un ensemble de *produits de décomposition*, au premier rang desquels se place l'anhydride carbonique ; ce dernier gaz représente un produit d'excrétion, que la plante abandonne dans l'atmosphère, à moins qu'elle ne se trouve dans les conditions requises pour l'assimilation chlorophyllienne.

Quant à l'énergie résiduelle ou *chaleur*, elle est tout aussi bien engendrée au cours de la respiration libre que de la respiration intramoléculaire ; toutefois, son émission diminue rapidement dans le second cas (p. 649).

CHAPITRE VII

CHALEUR VÉGÉTALE

Emploi de l'énergie végétale. — L'énergie qui prend naissance dans le jeu des phénomènes de la vie végétale comprend, d'une manière générale, trois parts.

1° Une partie de cette énergie est employée, au fur et à mesure qu'elle est engendrée, à l'accomplissement de *travaux intérieurs*, tels que synthèses de composés endothermiques, ou à l'accomplissement de travaux extérieurs (locomotion, p. 717), négligeables il est vrai, ou même nuls, dans la grande majorité des plantes ;

2° Une seconde part devient libre sous forme de *chaleur* et élève momentanément la température de la plante et par suite celle du milieu ambiant.

Elle correspond à une portion perdue d'énergie, une sorte de résidu que la plante se trouve dans l'impossibilité d'employer à son fonctionnement ; car, en tant que chaleur intérieure, elle n'est d'aucune utilité à la plante, du moins dans la plupart des cas.

3° La troisième part enfin d'énergie végétale peut être émise sous forme de *lumière*, dans le phénomène de la *phosphorescence*.

Toutefois, une semblable métamorphose d'énergie est beaucoup plus limitée que la calorification, puisque la luminosité n'a encore été observée que chez quelques Thaliophytes dépourvus de chlorophylle (Bactéries de la viande phosphorescente ; Bactéries des Talitres (p. 691 ; voy. aussi *Bactériacées*) ; Agaric de miel, parasite des Pins (p. 677), Agaric de l'Olivier, etc. (voy. *Parasitisme*).

Ajoutons que l'*électricité* peut prendre naissance aussi dans la plante ; mais ce point n'a pas encore été assez étudié pour que nous puissions nous y arrêter.

Considérons spécialement ici la chaleur végétale.

Intensité de la calorification. — La production de chaleur

chez les végétaux ne devient très sensible, ou tout au moins mesurable, que dans les tissus où l'activité vitale est plus particulièrement intense.

Elle est essentiellement liée, comme dans l'organisme animal, aux *oxydations protoplasmiques intimes*, accessoirement aux autres actions exothermiques (hydratations,...), qui peuvent s'accomplir dans la plante.

C'est en effet toujours à la phase de plus grande activité respiratoire que la calorification est la plus marquée. Chez les Phanérogames, presque seules étudiées jusqu'ici sous le rapport de l'émission de chaleur, un premier *maximum thermique* se réalise pendant la *germination de la graine*, et il se manifeste alors dans toute la plantule; un second maximum se produit dans les *inflorescences* au moment de l'épanouissement des fleurs, et, lorsque ces dernières sont unisexuées, plus spécialement dans les fleurs mâles (Cycadées).

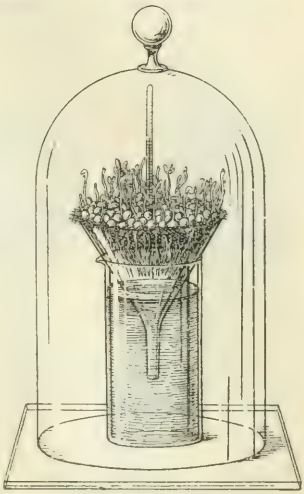


Fig. 739. — Détermination de l'élévation de température des graines pendant la germination.

Or, on a vu que la germination et la floraison correspondent précisément aux maximums d'intensité respiratoire.

Pendant les phases de calorification maximum, l'élévation de température peut atteindre 11 degrés chez certaines Phanérogames (Cycadées, p. 641) : elle dépasse notablement cette valeur chez certaines Moisissures et Bactéries (p. 640) (voy. aussi *Thallophytes*). Dans les organes adultes où la croissance est achevée, le dégagement de chaleur est toujours faible, et même avec l'âge il s'annule.

Mesure de l'élévation de température. — Pour obtenir des différences de température faciles à mesurer, on peut employer, comme matériaux, des plantules de germination, de jeunes Champignons, des fleurs isolées (Lis, Capucine), ou des inflorescences (capitules de Camomille,...), en particulier des inflorescences de Cycadées (Cératozamie), de Palmiers (Chamérops), ou d'Aroïdées (Philodendron, Arum, Amorphophalle).

Les plantules de germination (Blé, Pois) sont placées côte à côte en grand nombre dans un calorimètre, préservé du rayonnement, ou plus simplement dans un entonnoir de verre (fig. 739), qui repose sur un récipient rempli d'eau, ou mieux d'une solution de potasse, qui absorbe l'anhydride carbonique.

Un thermomètre à mercure, suffisamment sensible, plonge dans la masse des plantules ; on note la température t d'heure en heure.

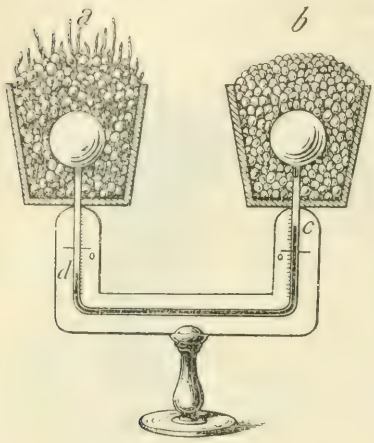


Fig. 740. — Thermomètre différentiel de Leslie. — *a*, graines en germination ; *b*, graines inertes, bouillies. La différence de température est proportionnelle à la différence de niveau des surfaces libres (*c*, *d*) du mercure.

Un second appareil renferme, au lieu de plantules vivantes, les mêmes plantules tuées par l'ébullition préalable ; son thermomètre, qui doit être comparable au précédent, donne la température ambiante t', et par conséquent l'échauffement $t - t'$.

On peut encore employer un thermomètre différentiel (fig. 740), dont l'une des boules (*a*) est entourée de plantules en voie de germination, et l'autre de graines ou de plantules tuées.

Valeur de l'échauffement. — On a trouvé de la sorte 2° d'élévation de température pour de très jeunes plantules de Blé ; 1°,6 pour des capitules jeunes de Camomille. Souvent l'échauffement ne dépasse pas 1° ; il dépend d'ailleurs de la masse des matériaux, disposés autour du thermomètre.

Voici quelques résultats relatifs aux *Champignons*. Un chapeau d'Agaric de miel (fig. 769), placé sous cloche au contact du réservoir d'un thermomètre, accuse une température maximum de 1°,1 supérieure à la température ambiante. Pour un Phalle (*Phallus impudicus*) ou un Polypore (*Polyporus fraxineus*), l'élévation de température maximum n'a été trouvée que de 0°,8 ; pour diverses autres espèces, environ 0°,5.

Le maximum de calorification a lieu, chez ces plantes, entre midi et 2 heures, c'est-à-dire au moment de la plus haute température ambiante et par suite aussi de la plus grande intensité respiratoire.

Un remarquable exemple de Champignon thermogène est l'Aspergille (*Aspergillus fumigatus*) : lorsque cette Moisissure se développe dans l'Orge, mise en tas au début de la germination, la température de la masse s'élève à 40 et jusqu'à 60 degrés.

Pour ce qui est des *Bactériacées*, on a constaté que les cadavres enterrés,

et spécialement les organes envahis par des espèces pathogènes, sont le siège d'une très notable élévation de température (10° par exemple) pendant leur putréfaction. Dans le fumier en tas, préparé pour la culture du Champignon de couche, la température peut s'élever à 90 degrés.

Dans les *tubercules*, même à l'état de vie latente et à basse température, on observe une différence thermique sensible, variable de 1 à 2°, entre les tissus et le milieu ambiant. Au moyen de sondes thermoélectriques, reliées à un galvanomètre de Thomson, on a trouvé un excès d'environ 2° pour les tubercules de l'Epiaire tubéreuse (*Stachys esculenta*, vulgairement *crosne* du Japon, fig. 649), pour ceux du Souchet comestible (*Cyperus esculentus*), ainsi que pour la Pomme de terre; 1°, pour l'Hélianthe tubéreux (Topinambour); 0°,7, pour le Cyclamen d'Europe, le tout à la température ambiante de 6° degrés.

Plus la température ambiante s'élève, plus les excès vont en diminuant, sauf de rares exceptions, où le contraire a lieu (Bégonia, Cyclamen); ainsi, pour l'Épiaire et le Souchet, à 11°, l'excès n'est plus que de 0°,8. On voit que ces tubercules résistent au froid par une combustion et par suite par une calorification plus intenses.

Pour les tubercules en germination, l'une des sondes thermoélectriques étant plongée dans le tubercule, l'autre dans un cylindre inerte de moelle de Sureau, on constate que l'excès de température va en croissant jusqu'au moment de l'épanouissement des feuilles (Tulipe de Gesner). Pour cette dernière plante, l'excès peut atteindre environ 1°, à la température ambiante de 11 degrés.

Inflorescences des Cycadées et des Palmiers. — Lorsque les inflorescences sont volumineuses, on peut opérer sur place pour étudier la calorification, ou bien isoler les inflorescences et les plonger par leur base dans l'eau.

Dans les Cycadées et les Palmiers, par exemple, les inflorescences sont assez serrées, pour qu'on puisse y faire pénétrer directement un thermomètre : dans les Aroïdées, la spathe (fig. 742, I, *b*), qui enveloppe le spadice et lui forme comme une sorte de calorimètre naturel, permet de même l'introduction de l'appareil. Or, la thermogénèse, chez toutes ces plantes, est des plus remarquables.

a) L'inflorescence mâle de la Cératozamie (Cycadée), cueillie au moment de l'épanouissement et plongée par sa base dans l'eau, se conserve fraîche pendant plusieurs jours, au cours desquels elle est le siège d'un échauffement diurne : ce cône floral (fig. 741) mesure jusqu'à 20 centimètres de longueur.

Pendant la nuit, la température des fleurs reste voisine de la température ambiante. L'échauffement commence à devenir sensible vers les premières heures du matin : il augmente ensuite jusque dans l'après-midi et passe par un maximum vers 5 heures du soir : à ce moment, la plante exhale plus fortement son agréable parfum.

Le maximum d'échauffement, observé à Java, a été de 11°,7. Loin de se produire toujours à la même heure pendant les quatre ou cinq jours que peut durer l'observation, il a lieu chaque jour à une heure plus tardive ; le retard est d'environ une heure pour le second et le troisième jour. Par exception, dans les inflorescences âgées, il y a au contraire avance sensible dans le phénomène.

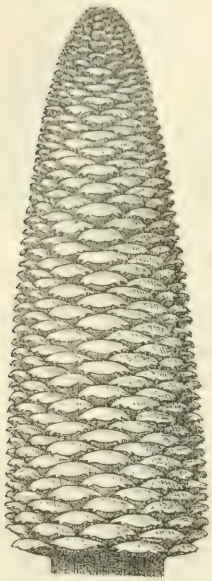


Fig. 741. — Portion supérieure d'un cône mâle de Cératozamie (*Ceratozamia mexicana*) ; en bas, les étamines ont été enlevées et l'axe est à nu (0m,20). Voir les étamines (fig. 962).

Notons encore que l'échauffement diurne n'est pas régulièrement croissant du matin au soir : il se produit parfois un premier et petit maximum avant midi.

Dans les cônes mâles de Macrozamie, où l'échauffement peut atteindre aussi 11°, le maximum thermique est parfois déjà réalisé dans l'inflorescence avant midi ; en outre, il se produit chaque jour en avance, et non en retard comme dans la Cératozamie, l'avance pouvant être de deux heures en quelques jours.

On observe ici que le maximum thermique se réalise tout d'abord au sommet de l'inflorescence ; de plus, bien avant la maturité des fleurs, l'échauffement y est déjà notable (1 à 2°).

Une inflorescence mâle de Dioon (*Dioon edule*), autre Cycadée, s'est échauffée à 29°, au moment de son épanouissement, dans une serre dont la température n'était que de 19°,5.

b) Chez les Palmiers, l'échauffement est de même très marqué au moment de l'ouverture des spathes florales, et il se produit aussi bien dans les inflorescences femelles que dans les mâles ; mais ces inflorescences se conservent beaucoup moins longtemps dans l'eau que celles des Cycadées.

Dans le Bactris (*B. speciosa*), par exemple, l'élévation de température se produit de nuit comme de jour, et l'on observe un premier maximum vers 8 heures du matin, un second vers 11 heures, supérieurs chacun d'environ 10° à la température ambiante correspondante. Ici, l'échauffement est déjà presque aussi intense avant l'épanouissement.

c) Enfin, parmi les Aroïdées, citons le Philodendron (*Ph.*

pinnatifidum). Lors de l'épanouissement du spadice, qui a lieu d'ordinaire dans l'après-midi, on constate, le premier jour, un maximum thermique vers 7 heures du soir, tandis que le lendemain et les jours suivants, il est reporté entre 8 heures du matin et midi, selon le jour ; les fleurs répandent alors un parfum intense.

Le spadice de l'Arum ou Gouet (*Arum italicum*), autre Aroïdée, permet aussi de mesurer l'élévation de température pendant la floraison (fig. 742).

Mesure des quantités de chaleur dégagées. — Cherchons maintenant à déterminer, non plus seulement l'élévation de température de la plante, mais le nombre de calories qu'elle produit pendant un temps donné.

I. — On peut déjà calculer approximativement ce nombre de calories, dans le cas où l'élévation de température est d'un ou plusieurs degrés et par suite directement mesurable au thermomètre, en remarquant que la chaleur spécifique des tissus vivants, toujours très aqueux, est sensiblement égale à celle de l'eau, c'est-à-dire à l'unité.

Pour une masse P de plante et un échauffement de θ degrés, le nombre approché de calories dégagées est donc :

$$Q = P\theta.$$

II. — Dans les cas, plus nombreux, où les différences de température à déterminer au cours de l'expérience sont très faibles, il devient nécessaire, si l'on veut opérer avec la précision désirable, de faire usage du calorimètre de Berthelot ou du thermocalorimètre de Regnault, ainsi que de thermomètres de la plus grande sensibilité.

Mais il ne suffit pas de connaître exactement la variation de température de la plante et l'équivalent en eau du calorimètre et des corps inclus, pour calculer ensuite les quantités de chaleur.

En effet, lorsque le calorimètre ne renferme que de l'eau, sans plante, bien que l'eau ait séjourné dans le même local que le calorimètre, ce dernier est le siège d'une très légère variation de température, un réchauffement par exemple : or, la quantité de chaleur qui correspond à ce réchauffement doit être évidemment retranchée de celle calculée d'après les seules données précédentes. On se trouve ainsi amené, au cours de l'expérience, à déterminer le coefficient moyen de réchauffement du calorimètre, par minute, en la seule présence de l'eau pure.

La marche d'une expérience, faite par exemple avec des graines mises en germination dans l'eau, comprend trois phases.

1° On verse d'abord un certain volume d'eau pure du laboratoire, un demi-litre par exemple, dans le calorimètre, et on détermine, par l'observation de la variation de température, minute par minute, pendant une période de six minutes, le réchauffement moyen r par minute.

2° On plonge ensuite dans l'eau du calorimètre un poids connu de graines en germination, et on note, minute par minute, les températures croissantes, en agitant chaque fois le mélange. Soient t et t' les températures au commencement et à la fin de cette seconde phase, qui dure

par exemple n minutes ; $t'-t$ ou θ est l'élévation de température qu'il va s'agir de corriger.

3° On remplace enfin le contenu actuel du calorimètre par un demi-litre d'eau pure, et on détermine de nouveau, par une période de six minutes, le réchauffement moyen r' par minute.

La moyenne $\frac{r+r'}{2}$ peut être prise, sans erreur sensible, comme valeur du réchauffement, par minute, pour la durée de l'expérience, surtout si r et r' sont peu différents. Par suite, $\theta - \frac{r+r'}{2}n$, représente l'élévation de température, due à la seule présence des graines.

En appelant E l'équivalent en eau du calorimètre et des corps inclus (graines, thermomètre, eau), on a, en définitive, pour la masse P de plante, soumise à l'expérience pendant n minutes, le nombre de calories suivant :

$$Q = E\left(\theta - \frac{r+r'}{2}n\right).$$

On calcule ensuite le nombre de calories pour un kilogramme de plante et pour minute.

Voici quelques résultats, obtenus de la sorte, 35gr,85 de graines de Pois, ayant séjourné dans l'eau du calorimètre pendant trente-six minutes, ont donné lieu pendant ce temps à une élévation de température de 0°,22 ; ce qui correspond, tous calculs faits, à environ 60 calories par kilogramme et par minute.

Pour le Blé, on a trouvé 20 calories, également par kilogramme et par minute.

Influence de la température ; de l'état de développement ; de la nature des réserves. — 1° La quantité de chaleur, dégagée par les graines en germination, *croît avec la température* jusqu'à l'optimum thermique de germination, propre à l'espèce considérée, ce qu'explique suffisamment l'accroissement d'intensité de la respiration (p. 621).

2° Elle dépend de l'*état du développement*. Pour déterminer cette influence, on opère avec le même poids de graines ou de plantules, prises à divers âges, à la même température initiale, et on rapporte, comme précédemment, les nombres de calories obtenus à un kilogramme de plante et à une minute.

On a trouvé, par exemple, pour des graines de Pois, immergées depuis vingt-quatre heures, à la température de 10°, 9 calories ; pour des plantules, dont la radicule atteint 5 millimètres, 120 calories ; pour les mêmes plantules à la fin de la germination, lorsque les cotylédons se flétrissent, 6 calories seulement.

Des graines de Ricin, après trois jours de germination à

13°,5, ont dégagé 25 calories par kilogramme et par minute : au bout de douze jours, à la même température, 125 calories.

D'une manière générale, on constate l'existence de *deux maximums thermiques*, au cours du développement de la plante. Le *grand maximum* correspond à la première phase de la période germinative et coïncide, non seulement avec la valeur minimum du rapport respiratoire, mais encore, comme

Fig. 742. — I, Gouet tacheté (*Arum maculatum*) ; *a*, feuilles cordiformes, tachetées; *b*, spathe ; *c*, massue terminale violacée de l'inflorescence. — II, inflorescence isolée (spadice); *a*, massue ; *b*, appendices sétacés stériles ; *c*, couronne de fleurs staminées, réduites à des étamines ; *d*, groupe de pistils (réduit d'un tiers).

l'on sait, avec l'intensité respiratoire la plus forte. Le *petit maximum* se réalise dans les fleurs, au moment de l'anthèse : il est beaucoup plus faible que le précédent, souvent même il échappe à la mesure, exception faite des Cycadées, Aroïdées, etc., qui ont été précédemment étudiées, et où il est au contraire considérable.

3° La quantité de chaleur dégagée de la plante dépend enfin de la *nature* et de la *proportion des principes combustibles* qu'elle renferme.

Ainsi, une Pomme de terre, qui s'est enrichie en sucre par un séjour prolongé dans une cave où la température ne dépasse pas 3-5° (p. 625), émet plus de chaleur qu'un tubercule normal de même taille, dans lequel la proportion de sucre

est insignifiante. Ici encore, la calorification plus active est corrélative d'une plus forte intensité de respiration : bien que la température soit la même, le tubercule sucré dégage en effet beaucoup plus d'anhydride carbonique que l'autre.

Origine de la chaleur végétale. — Indépendamment des *oxydations intracellulaires*, dont l'intensité maximum coïncide toujours avec le maximum de calorification, on peut citer, comme autres causes, à la vérité accessoires, de thermogénèse, les *hydratations*, qui transforment les hydrates de carbone de réserve (amidon...) en sucres assimilables (glucoses), ou qui opèrent le dédoublement des corps gras : puis les *actions de sels sur sels* ou d'*acides sur sels* (p. 596) ; bref, tout un ensemble de réactions exothermiques.

Des oxydations, autres que celles, pourtant prépondérantes, qui amènent le carbone à l'état d'anhydride carbonique, s'effectuent manifestement au cours de la germination des graines, comme le prouve la comparaison de la quantité de chaleur dégagée par ces graines, pendant un temps donné, avec la chaleur de formation de l'anhydride carbonique, exhalé pendant le même temps. Et en effet, pendant la période germinative, où la plante fixe beaucoup plus d'oxygène qu'elle n'en donne sous forme d'anhydride carbonique (p. 618), le nombre de calories dégagé est constamment supérieur à celui qui correspond à la formation de l'anhydride carbonique exhalé. La différence correspond à l'action comburante de cette portion d'oxygène absorbé qui n'est pas restituée sous forme d'anhydride carbonique, mais qui sert, par exemple, à brûler de l'hydrogène (corps gras, p. 611), ou à former des corps très oxygénés, tels que de l'amidon ou des sucres, aux dépens des albuminoïdes et des corps gras, corps pauvres en oxygène, ce qui a lieu notoirement pendant la germination des graines oléagineuses. Les actions exothermiques précédemment citées peuvent d'ailleurs aussi intervenir.

Réactions endothermiques. — Si des transformations organiques, autres que des combustions, peuvent engendrer de la chaleur, inversement, il en est qui ne peuvent se réaliser qu'en absorbant de l'énergie, ce qui diminue d'autant la quantité de chaleur dégagée. La réalité de semblables *actions endothermiques* est attestée notamment par l'étude de la période de floraison, chez les plantes où le dégagement de chaleur est sensible. A ce moment, le rapport respiratoire est égal ou voisin de l'unité, en sorte que, la plante ne fixant pas d'oxygène, tout se passe comme si elle se bornait à brûler du carbone (p. 611).

Or, contrairement au cas précédent, la quantité de chaleur dégagée par les fleurs est d'ordinaire inférieure à la chaleur de formation de l'anhydride carbonique exhalé, ou, ce qui revient au même, à la chaleur de transformation de l'oxygène absorbé en anhydride carbonique : d'où l'on conclut qu'une partie de l'énergie respiratoire, qui autrement se serait dégagée à l'état de chaleur, a été utilisée, à l'état naissant, à l'élaboration de *composés endothermiques*, c'est-à-dire de composés qui ne peuvent prendre naissance qu'en consommant de l'énergie.

C'est ce qui explique comment, dans un spadice d'*Arum italicum* ou d'*A. maculatum* (fig. 742), l'échauffement est surtout marqué dans la massue (II, *a*), qui termine le pédicelle de l'inflorescence, bien que la respiration y soit trois ou quatre fois moins intense que dans les fleurs (*c*, *d*), siège d'une activité organisatrice des plus actives.

Substances thermogènes. — Parmi les principes organiques, qui, en brûlant, dégagent le plus de chaleur, les corps gras et les hydrates de carbone prennent placent au premier rang.

Plus un tubercule de Pomme de terre est sucré, plus il respire activement, et plus il s'échauffe en germant.

L'influence des hydrates de carbone dans la calorification résulte nettement de l'analyse des inflorescences de certaines Aroïdées (fig. 742). Dans le Philodendron, par exemple, l'axe du spadice renferme environ le quart de son poids sec en sucres et en amidon : or, pendant la floraison, la consommation de ces réserves devient énorme, puisque le tiers environ en est brûlé ; au contraire, la proportion d'albuminoïdes ne change pas sensiblement.

Cette résorption des réserves, corrélative de la production, non pas seulement d'anhydride carbonique, mais encore d'acides organiques, est étroitement liée à l'échauffement du spadice : car, dans les espèces où la température de l'inflorescence ne s'élève pas sensiblement (*Calla æthiopica*), on ne constate pas une aussi grande différence dans la teneur en hydrates de carbone de l'axe du spadice, avant et après la floraison.

Rôle de la chaleur florale. — Le dégagement de chaleur au moment de l'anthèse est considéré d'ordinaire comme lié au bon accomplissement du phénomène de la fécondation. Mais il suffit de remarquer que, chez les Aroïdées où l'axe se prolonge en appendice (Arum), c'est l'appendice (fig. 742, II, *a*), et non les organes sexuels, qui s'échauffe le plus, pour être conduit à interpréter d'une manière plus large la calorification dans la fleur.

Il semble incontestable que, pour certaines espèces tout au moins, l'échauffement constitue en fait un moyen d'attirer les Insectes et d'assurer par leur intermédiaire la pollinisation, et par suite la forma-

tion des œufs : dans les Macrozamies, par exemple, la pollinisation est notoirement effectuée par certaines Abeilles, qui visitent à tout instant les cônes mâles. Or, les maximums de calorification se réalisent généralement le matin ou le soir, c'est-à-dire à deux moments où la température ambiante est moins élevée qu'en plein jour, et l'on conçoit qu'alors les Insectes s'arrêtent de préférence aux places plus chaudes que leur offrent les inflorescences, d'autant plus que ces dernières exhalent pendant la calorification tout leur parfum. Le *Nipa fruticans*, Palmier entomophile, est visité le matin par des essaims d'Insectes, précisément aux heures où ses spadices, de nuance orangée, acquièrent leur plus haute température.

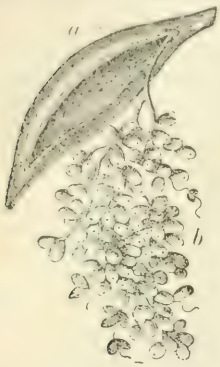


Fig. 743. — *a*, spathe ligneuse du Dattier (Palmier), enveloppant l'inflorescence ; *b*, grappe de fruits mûrs.

Il est vrai que, chez certains Palmiers, le maximum thermique se trouve réalisé déjà avant l'épanouissement des fleurs. A une phase aussi précoce, la chaleur dégagée, en accroissant la pression de l'air inclus dans la spathe ligneuse (fig. 743, *a*), alors encore close, pourrait bien ne pas être étrangère à l'épanouissement de cette dernière, et l'on sait que son éclosion se fait parfois avec fracas.

Peut-être enfin le dégagement de chaleur, considéré dans la plante en général, n'est-il que la marque d'une imperfection organique, en ce sens que la plante reste dans l'incapacité d'utiliser pour ses travaux intérieurs l'excédent d'énergie, que fatalement elle engendre au cours de ses périodes de grande activité végétative, et, dès lors, elle abandonne purement et simplement cet excédent, ce résidu d'énergie, au milieu ambiant sous forme de chaleur, phénomène dont l'organisme animal (muscles...) n'est pas sans offrir lui aussi des exemples.

S'il en était ainsi, l'intervention de la chaleur végétale, en tant que moyen d'attirer les Insectes et par suite d'assurer l'accomplissement d'une fonction biologique essentielle, apparaîtrait, pour le petit nombre de plantes, nettement calorifiantes, chez lesquelles cette intervention s'exerce, comme un phénomène en quelque sorte fortuit.

Dégagement de chaleur pendant l'asphyxie. — La production asphyxique d'anhydride carbonique est accompagnée, comme la respiration normale, d'un dégagement de chaleur ; mais la calorification reste ordinairement minime.

Pour déterminer l'élévation de température correspondante, on dispose un même poids de plante dans deux récipients semblables, autour du réservoir d'un thermomètre sensible, et l'on fait passer dans les deux appareils un courant d'hydrogène pur pendant quelques minutes, de façon à déplacer entièrement l'air. Dans l'un des récipients, les plantes sont vivantes ; dans l'autre, elles sont tuées, par ébullition préa-

lable dans l'eau, et stérilisées par addition d'une petite proportion d'acide salicylique, qui empêche les développements bactériens, source possible de chaleur. Les robinets étant fermés, on abandonne le tout sous une cloche de verre.

a) Pour les plantes ou portions de plantes phanérogames, l'échauffement pendant l'asphyxie, beaucoup plus faible que pendant la respiration normale, oscille entre 0°.1 et 0°.3.

On a trouvé, par exemple, pour l'Orge en germination, 0°.2, dans l'hydrogène, et au contraire jusqu'à 2°, après déplacement de l'hydrogène par un courant d'air, et par suite rétablissement de la respiration normale.

Pour les inflorescences d'Arum (*Arum maculatum*, fig. 742, I), l'élévation de température asphyxique est plus forte d'environ 0°.1 dans le prolongement claviforme de l'axe (II, *a*), que dans les fleurs elles-mêmes (*c*, *d*).

b) Dans la Levure de bière en voie de fermentation, c'est-à-dire en solution nutritive sucrée, le dégagement de chaleur en présence de l'hydrogène est particulièrement marqué, puisque l'élévation de température peut atteindre 4° : au contraire, dans un liquide nutritif où le sucre est remplacé par un autre aliment carboné et où, par suite, la fermentation alcoolique n'a pas lieu, cette même Levure rentre, sous le rapport de la calorification, dans les limites restreintes, constatées pour les plantes supérieures.

CHAPITRE VIII

SÉCRÉTION

Définition. — En même temps que la plante incorpore à son être l'aliment nécessaire à l'entretien de sa vie, son protoplasme est le siège de *décompositions*, d'où naissent divers produits, les uns inaptes à être de nouveau assimilés par la plante et de la sorte exclus du cycle des transformations vitales, véritables déchets, désormais sans emploi; les autres, au contraire, appelés à remplir une fonction secondaire et d'ailleurs susceptibles d'être de nouveau incorporés.

Or, c'est l'élaboration de ces diverses substances qui caractérise la fonction de *sécrétion*.

Sécrétion; excrétion. — On peut distinguer : la *sécrétion proprement dite*, caractérisée par la permanence des produits au sein même des éléments qui leur ont donné naissance, et l'*excrétion*, fonction dans laquelle les produits élaborés sont rejetés au dehors de ces mêmes éléments, soit dans les espaces intercellulaires, soit à la surface même du corps.

L'excrétion s'opère d'ordinaire par simple *transsudation* au travers des membranes (canaux sécréteurs, p. 196); parfois cependant elle résulte d'une *fonte cellulaire* (glandes des Rutacées, p. 199).

La composition chimique des produits de sécrétion est généralement simple. Les uns sont ternaires (gommes), d'autres se réduisent à des carbures d'hydrogène (résines..., *voy.* p. 153). Ces derniers composés témoignent de l'activité des *réductions*, qui s'opèrent dans les cellules sécrétrices correspondantes.

Catégories physiologiques de produits de sécrétion. — Les diverses formes du tissu sécréteur chez les végétaux ont été antérieurement décrites (p. 190).

Nous plaçant ici au point de vue physiologique, nous considérons surtout les produits de sécrétion dans leur localisation, leur origine et leur destinée ultérieure.

Cela conduit à distinguer quatre catégories principales :

1° Les produits de sécrétion que la plante émet directement au dehors, par transsudation au travers des membranes périphériques : ce sont les *excrétions externes* (sucs diastasigènes...) ;

2° Ceux versés, par exosmose au travers des membranes, dans des espaces intercellulaires plus ou moins développés, où ils subsistent emprisonnés à l'intérieur du corps, jusqu'à la mort de la plante : ce sont les *excrétions internes* (résines...) ;

3° Les produits qui subsistent indéfiniment à l'intérieur même de leurs cellules génératrices (latex, certaines essences...), et que l'on peut qualifier de *sécrétions proprement dites*, ou encore de *sécrétions intracellulaires*, en raison de leur permanence dans la cavité cellulaire ;

4° Enfin les produits qui, constitués à l'intérieur de la cellule et y étant restés temporairement, peuvent être ultérieurement émis, soit au dehors, soit dans une cavité intérieure, par rupture ou désorganisation des membranes (gommes, mucilages, poches à essence des Rutacées) ; ce sont là les *produits d'épanchement*, par opposition aux produits de transsudation des deux premières catégories.

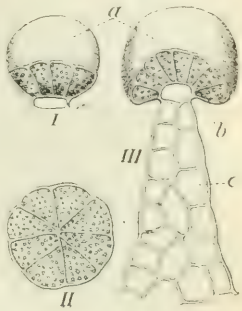


Fig. 744. — I, glande à essence jeune des fleurs du Chanvre (*Cannabis sativa*) avec son unique cellule de pied, posée sur une petite émergence non représentée. — II, la même, vue d'en haut, montrant les huit cellules. — III, glande adulte avec nombreuses cellules sécrétrices (*b*) ; *c*, émergence, terminée par la cellule de pied de la glande ; *a*, cavité où s'accumule l'essence.

1° **Excrétions externes.** — Dans ce groupe, les unes sont *digestives*, d'autres *nutritives*, d'autres encore *protectrices*.

a) Les plus remarquables sont les *excrétions digestives* ou *diastasigènes*. Dans le Rossolis (*Drosera*), par exemple (fig. 654), le produit exosmosé, de consistance gommeuse, transsude au travers du massif cellulaire qui termine les nombreux tentacules de la feuille (fig. 657, *d*) ; il est acide et renferme un principe peptonisant, du genre de la pepsine, grâce auquel de petites quantités de matières animales (Insectes) peuvent être attaquées.

Chez les Pinguicules, ce sont de simples poils glandulaires,

disséminés sur les feuilles charnues de la plante, les uns presque sessiles, les autres longuement pédonculés (fig. 217), qui sécrètent un suc digestif. Il en est de même de ceux de la feuille des Dionées (fig. 658).

Il peut arriver qu'au lieu de simples poils ou lobes foliaires sécréteurs, ce soit l'épiderme tout entier qui se consacre à l'élaboration de la diastase. C'est ainsi que, pendant la germination des graines avec albumen, l'épiderme du ou des cotylédons (fig. 643, *c*) excrète les sucs nécessaires à la digestion de ce tissu de réserve (*b*), préalablement à son absorption par les cotylédons et à son emploi par l'embryon.

Citons encore l'excrétion digestive acide de la région pilifère de la racine (p. 505).

b) Parmi les *excrétions* ou *exsudations nutritives*, on remarque celle du stigmate du pistil (voy. *Fleur*), qui est destinée à recevoir et à assurer la germination du pollen.

Les exsudations nectarifères (p. 562) contribuent, elles aussi, à assurer le phénomène de la fécondation, en attirant des Insectes, qui disséminent ensuite le pollen.

c) Enfin, comme *exsudations purement protectrices*, on peut citer la résine qui couvre les écailles des bourgeons (Peuplier...), ou encore les sels calciques (fig. 243, IV, *a*) de certains Saxifrages (*S. crustacea*) et de quelques Plombaginées (Armérie, Statice...).

L'excrétion de carbonate de calcium couvre, tantôt l'épiderme tout entier (Saxifrage), tantôt seulement certaines plages, où les cellules, bien distinctes des cellules épidermiques ordinaires, constituent de petites *glandes calcarifères* (fig. 243, III), ce qui donne lieu alors à de simples écailles calcifiées.

On a vu que, chez les plantes aquatiques incrustées de calcaire (Potamot, fig. 672, Chara), c'est un tout autre mécanisme, savoir, la décomposition du bicarbonate de calcium de l'eau ambiante, qui donne lieu à la calcification (p. 589).

La cire, beaucoup plus répandue que les sels de chaux en revêtement épidermique (p. 30), est aussi un produit d'excrétion à rôle protecteur.

2° **Excrétions internes.** — Les produits de ce groupe (essences, oléorésines, gommes-résines, baumes, p. 153) sont déversés dans des espaces intercellulaires.

Ceux-ci offrent d'ordinaire la forme de *canaux sécréteurs*.

Chez les Conifères (fig. 249), ces canaux renferment la térébenthine : chez les Ombellifères (fig. 246), des huiles essentielles : chez les Térébinthacées, des gommes-résines, comme le mastic, la myrrhe, l'encens, etc.

A ce groupe se rattachent les produits inclus dans les *poches sécrétrices schizogènes*, c'est-à-dire nées, comme les canaux,

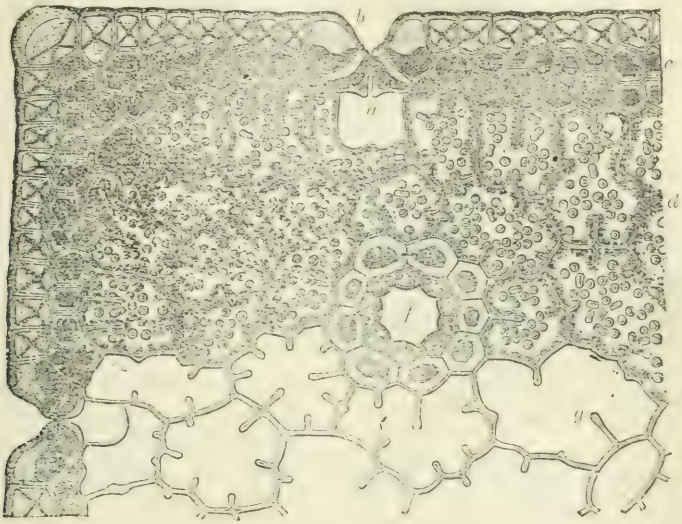


Fig. 745. — Coupe transversale d'une feuille de Pin (*Pinus Laricio*). — *a*, stomates, situés profondément et chambre sous-stomatique ; *b*, cellules annexes ; *c*, hypoderme sclérifié (deux assises sous-épidermiques) ; *d*, parenchyme vert ; en bas (*g*), on voit les replis intérieurs des membranes ; *f*, canal sécréteur, avec cercle de cellules sécrétrices et cercle isolateur de cellules sclérifiées (gr. : 300).

par écartement de membranes (Myrtacées, p. 200). On remarque parfois (Myrte) que les membranes qui séparent les cellules sécrétrices d'avec les parenchymes adjacents sont épaissies et subérifiées, ce qui isole plus complètement encore les tissus actifs de la plante de ces éléments cellulaires sécréteurs, désormais sans rôle nutritif direct.

Il existe, de même, une assise cellulaire sclérifiée, autour des canaux sécréteurs du Pin (fig. 745, *f*).

Les produits de sécrétion peuvent quelquefois, par l'odeur qu'ils exhalent, contribuer à *protéger la plante* contre les atteintes de certains animaux.

3° **Sécrétions proprement dites.** — Les produits de sécré-

tion qui subsistent à l'intérieur de leurs cellules génératrices sont, tantôt *dissous* dans le suc de vésicules protoplasmiques spéciales (vésicules tannifères, diastasigènes), tantôt *figurés* (oxalate de calcium ; mucilage des Malvacées (fig. 166), des Cactées, des albumens cornés (voy. *Graine*)].

Les cellules sécrétrices de ce genre sont, on le sait (p. 190), tantôt isolées (Acore, fig. 746; Cannellier, Ortie...), tantôt associées en réseau (Pavot, fig. 240), tantôt constituées en tubes laticifères (fig. 255).

On a étudié précédemment, outre les cellules à vésicules tannifères et oxalifères (fig. 176, V), la localisation des cellules à myrosine et à émulsine, deux principes diastasiques (p. 93).

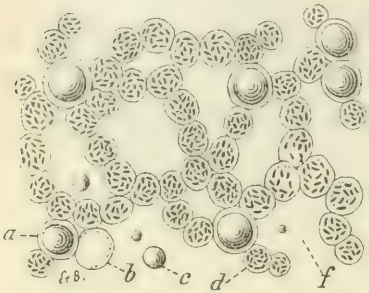


Fig. 746. — Parenchyme lacuneux de la racine d'Acore (*Acorus Calamus*). — *a*, cellule à huile essentielle ; *b*, id., vide ; *c*, essence ; *d*, cellules bourrées de granules amylacés (gr. : 100).

Au point de vue physiologique, les sécrétions proprement dites représentent, les unes (des réserves (diastases, alcaloïdes, p. 102), appelées à être assimilées ultérieurement, ou tout au moins à assurer l'assimilation d'autres substances ; d'autres constituent des réservoirs d'eau (mucilage des Malvacées) ; d'autres enfin sont de simples produits éliminés, parfois préservateurs de la plante, comme l'oxalate de calcium, dont les cellules génératrices, d'abord très actives, peuvent à la longue perdre toute vitalité (p. 147).

4° **Produits d'épanchement.** — Ce dernier groupe comprend des substances, maintenues d'abord dans les cellules génératrices, et plus tard seulement déversées au dehors, non par transsudation, mais *par déchirure* ou *désorganisation des membranes*.

On peut citer, notamment, les essences des poils épidermiques des Labiées. Dans la Menthe (fig. 747), la Lavande, (fig. 237), le Chanvre (fig. 744), par exemple, l'essence apparaît à la périphérie du corps protoplasmique, sous forme de fines gouttelettes, solubles dans l'alcool; peu à peu, elle s'accumule dans la membrane entre la couche cellulosique et la cuticule. Celle-ci, de plus en plus distendue, peut finir

par se rompre, surtout à la chaleur du jour. Peut-être l'essence épanchée de la sorte intervient-elle, par l'action absorbante qu'exercent ses vapeurs sur la radiation solaire, pour préserver la plante contre un échauffement trop intense.

De même, le mucilage épidermique des graines de Lin (fig. 165), de Moutarde, etc., se répand à la surface du tégument, lors de la germination, le gonflement de ce produit en

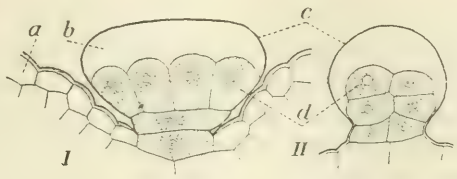


Fig. 747. — I, coupe transversale de la couche périphérique d'une feuille de Menthe (*Mentha piperata*), passant par une glande à essence. — *a*, épiderme ; *b*, cavité où s'accumule l'essence ; *c*, cuticule distendue ; *d*, cellules sécrétrices (8), et, au-dessous, la cellule unique aplatie du pied, puis la cellule basale. — II, coupe d'une glande florale de Chrysanthème (*Chrysanthemum coronarium*), montrant quatre cellules sécrétrices et deux cellules de pied.

présence de l'eau entraînant la déchirure de la cuticule; la graine se trouve ainsi fixée aux objets environnants.

La formation et l'épanchement des gommes sont corrélatives de la désorganisation de membranes cellulaires (p. 133).

La cellule normale considérée comme cellule sécrétrice. — D'ordinaire, les cellules sécrétrices, par exemple les cellules à essence, à oxalate de calcium et à tanin, se distinguent nettement, par leur aspect, des autres cellules des parenchymes vivants. Les cellules à essence, par exemple (fig. 746), manquent de corps chlorophylliens et d'amidon : il en est de même des cellules à myrosine (fig. 123, *d*).

Pareille distinction n'est plus apparente pour les cellules diastasigènes et pour d'autres encore; en sorte que, par une transition insensible, il devient possible de passer des éléments sécréteurs les plus différenciés à la cellule normale et fondamentale de la plante.

Aussi bien, n'est-ce pas à une sorte de sécrétion du protoplasme, et spécialement de la membrane limitante des vésicules à suc cellulaire (p. 17), qu'il y a lieu d'attribuer la production des substances les plus diverses (alcaloïdes, acides organiques...), déversées au fur et à mesure dans le suc?

Il n'est pas excessif non plus de dire que l'amidon est sécrété par les corps chlorophylliens et par les plastides incolores, de même que l'anhydride carbonique est sécrété, puis excrété, par tout protoplasme vivant.

La membrane de cellulose, enfin, n'apparaît-elle pas, dès après la constitution de l'œuf, comme le premier produit de sécrétion de la pellicule hyaline périphérique du protoplasme ?

Généralité du phénomène de sécrétion. — Au sens large du mot, la sécrétion représente donc l'une des fonctions biologiques les plus générales, l'une des marques mêmes de l'activité vitale, et l'on ne peut relever que de simples différences de degré entre la cellule végétale normale, qui forme le fond de la structure de la plante, et la cellule sécrétrice proprement dite la plus différenciée.

CHAPITRE IX

RÉPARTITION DES FONCTIONS DE NUTRITION DANS LES DIVERS MEMBRES DE LA PLANTE

Fonctions générales ; fonctions spéciales. — Parmi les fonctions de nutrition, qui viennent d'être étudiées dans les huit chapitres précédents, les unes, comme la digestion intérieure des réserves, la circulation des sèves, la respiration, la transpiration, la sécrétion, sont d'*ordre général*, c'est-à-dire qu'elles sont normalement accomplies par tous les membres de la plante indistinctement, tandis que d'autres fonctions sont *spéciales*, ou tout au moins siègent plus particulièrement dans l'un ou l'autre d'entre eux.

Par exemple, l'*absorption de l'aliment terrestre* et la *digestion* préalable de ses principes insolubles (phosphate de calcium.... sont, chez les plantes vasculaires, deux fonctions propres à la racine (région pilifère).

Il en est de même de la *fixation* de la plante au sol, conséquence du géotropisme positif de la racine. Cette fonction, à la vérité distincte des fonctions de nutrition, en est pourtant connexe, en ce sens qu'elle est la condition du contact intime de la racine avec le milieu nourricier terrestre, et, par suite, la condition de l'absorption.

L'*assimilation chlorophyllienne* s'exerce bien dans les jeunes rameaux verts ; mais elle n'en reste pas moins caractéristique des feuilles, à cause de la grande activité avec laquelle elle s'y accomplit.

La *circulation* ou *conduction* de la sève brute et de la sève élaborée, à en juger par la longueur du parcours effectué dans la racine et dans la tige des plantes arborescentes, apparaît, quoique d'ordre général, comme plus spéciale à ces deux membres.

De même, la *transpiration*, autre fonction générale, s'exerce avec une intensité toute particulière dans la feuille, par suite de l'intervention de la chlorophylle, ce qui permet de la compter au nombre des fonctions caractéristiques de ce membre.

Fonctions propres aux divers membres. — En remarquant qu'aucune fonction de nutrition n'est l'apanage exclusif d'un seul membre de la plante, et en tenant compte, d'autre part, de ce qui précède, on peut caractériser, fonctionnellement, les trois membres végétatifs de la manière suivante.

I. — *Racine.* — La racine a plus spécialement pour fonctions :

1° L'*absorption* (p. 512) et, s'il y a lieu, la *digestion* (p. 502) de l'aliment terrestre, par sa région pilifère ;

2° La *conduction ascendante* (p. 528) de cet aliment ou sève brute vers les feuilles, par le bois, et la *conduction descendante* de la sève élaborée, vers ses propres tissus, par le liber ;

3° En outre, la racine assure l'exercice de l'absorption, ainsi que le développement de la portion aérienne du corps, par la *fixation* de la plante au sol, conséquence de son géotropisme positif (p. 433).

II. — *Tige.* — 1° La tige participe activement, comme la racine, à la *conduction* de la sève brute montante, ainsi que de la sève élaborée, laquelle est généralement descendante, mais peut être aussi montante (p. 542) ;

2° En outre, elle assure indirectement le libre fonctionnement des feuilles, qu'elle soutient, par son *épanouissement dans l'air*, en quoi elle obéit à son géotropisme négatif (p. 434).

III. — *Feuille.* — La feuille est l'organe plus spécial :

1° De l'*assimilation chlorophyllienne* (p. 568), fonction de nutrition prépondérante dans la plante ;

2° De la *transpiration*, et spécialement de la transpiration chlorophyllienne ou *chlorovaporisation* (p. 545).

Fonctions sans localisation plus nette dans tel ou tel membre. — Contrairement aux fonctions précédentes, les fonctions d'*assimilation protoplasmique* (p. 598), de *respiration* (p. 610), de *sécrétion* (p. 650), de *mise en réserve* (p. 497) et de *digestion intérieure* (p. 510) s'exercent avec les mêmes caractères dans chacun des membres de la plante. Ce sont donc essentiellement des fonctions d'ordre général.

SIXIÈME PARTIE

ASSOCIATIONS VÉGÉTALES
SYMBIOSE

Définition de la symbiose. — Le plus ordinairement, la plante végète isolément, sans contracter avec ses voisines d'autres adhérences que celles qui peuvent résulter de la trop grande densité de la végétation, comme la greffe naturelle par approche (p. 470), ou du transport des germes de la plante considérée sur une autre plante (Orchidées épiphytes....).

La plante ne relève donc normalement, pour sa nutrition, que du milieu ambiant inerte, c'est-à-dire du sol, de l'atmosphère et de la radiation.

Pourtant, il n'est pas rare que deux ou plusieurs plantes, généralement d'espèce différente, s'associent entre elles, soit par simple contact, soit par pénétration, et constituent de la sorte un complexe hétérogène, dans lequel les individus composants réagissent plus ou moins profondément les uns sur les autres. Ce sont ces *associations* entre végétaux, ou encore entre végétaux et animaux, que nous nous proposons maintenant d'étudier, tant au point de vue morphologique et physiologique que pathologique.

a) L'association est dite *homogène*, quand les êtres unis appartiennent à la même plante. On en a des exemples dans la constitution du plasmode des Myxomycètes, par fusion de myxamibes (voy. *Mouvement*, p. 719) et dans la formation du thalle des Cénobiées, par juxtaposition de cellules antérieurement libres (p. 167 et 727). Ce mode d'association correspond en somme à un simple accroissement (p. 396).

b) L'association est dite *hétérogène*, quand les plantes associées, au nombre de deux seulement d'ordinaire, sont de nature différente.

Alors, tantôt l'un des associés nuit à l'autre, aux dépens duquel il vit, jusqu'à le faire périr : tantôt, au contraire, les deux êtres tirent l'un et l'autre bénéfice de l'association.

Dans le premier cas, il y a *symbiose disharmonique* ou *antibiose* ou *parasitisme;* dans le second cas, *symbiose harmonique* ou *symbiose proprement dite.*

C'est au parasitisme que sont dues la plupart des *maladies des plantes.*

Rappelons en outre ici l'association symbiotique par *greffe*, qui a été précédemment étudiée (p. 468).

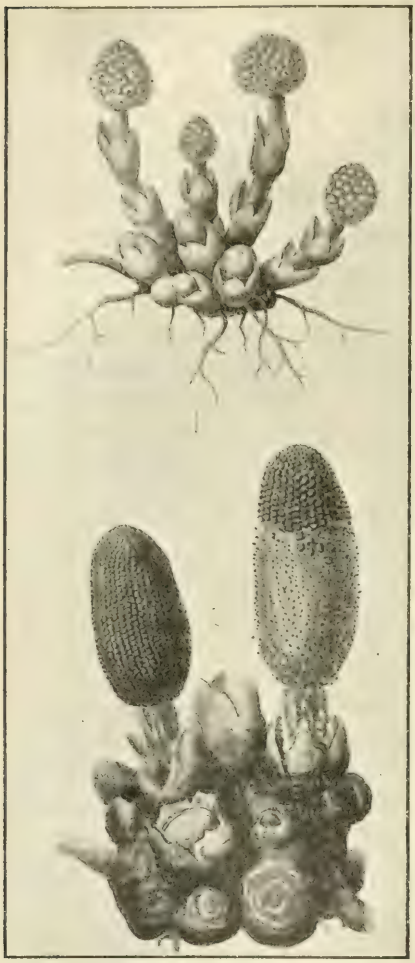


Fig. 748.

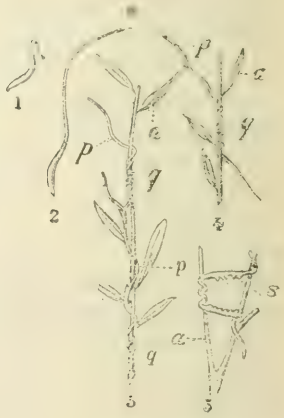


Fig. 749.

Fig. 748. — Balanophoracées, plantes tropicales parasites, réduites à un tubercule avec suçoirs, d'où émergent les inflorescences. (Voy. aussi fig. 764) (Costantin).

Fig. 749. — *1, 2*, embryon de Cuscute, plante parasite, au début de la germination. — *3, 4*, le parasite enroulé autour de la plante hospitalière (*a*); *p* (en haut), partie jeune en voie d'enroulement; *q, q*, régions à tours de spire serrés; *p*, région intermédiaire à tours de spire lâches. — *5*, portion de tige à tours serrés, déroulée pour montrer les suçoirs (*s*). (Voy. aussi fig. 762.)

CHAPITRE PREMIER

PARASITISME : MALADIES DES PLANTES

Il y a parasitisme, toutes les fois que l'un des êtres associés vit aux dépens de l'autre, sans lui être d'aucune utilité, et à plus forte raison, lorsqu'il porte atteinte à son existence.

La grande majorité des *parasites* sont dépourvus de chlorophylle (Champignons ; Bactériacées ; diverses Phanérogames : Rafflésiacées, Cuscute, ...).

Incapables d'assimiler l'anhydride carbonique, ces plantes ne peuvent être que saprophytes, parasites ou symbiotes (p. 482).

Fig. 750. — Mélampyre des prés (*Melampyrum pratense*, Scrofulariacée, parasite partiel. La corolle, jaune pâle, est bilabiée ; en bas, on voit le calice persistant avec la capsule incluse (grand. nat.).

Degrés de parasitisme. — Les troubles occasionnés par les parasites sont plus ou moins profonds, selon la nature du parasite et celle de l'hôte.

Très souvent, le mal ne se répercute en rien sur la conformation extérieure de la plante hospitalière, comme dans le Pommier et le Chêne, qui hébergent le Gui sans dommage appréciable (fig. 759), ou dans les herbes des prairies, hôtes ordinaires du Rhinanthe (fig. 751) et du Mélampyre (fig. 750) ; d'une manière plus générale, dans tous les cas où le parasite est pourvu de chlorophylle et par suite capable d'assimiler par lui-même le carbone minéral.

Ailleurs, au contraire, le corps subit une déformation : ses tissus changent de teinte ou se dessèchent, traduisant par là l'action nocive du parasite. C'est le cas pour les nombreuses maladies provoquées par les Champignons, comme l'*oïdium* et le *mildew* de la Vigne, le *pourridié* des racines des arbres fruitiers ou forestiers, etc.

Fig. 751. — Rhinanthe Crête-de-Coq (*Rhinanthus Crista-Galli*). — *a*, corolle jaune ; *b*, calice vésiculeux, abritant le fruit ; *c*, capsule aplatie ; *d*, graine ailée (gr. nat.).

Parasitisme total ou partiel. — Selon la présence ou l'absence de chlorophylle dans le parasite, on distingue le *parasitisme partiel* (Gui) et le *parasitisme total* (Bactéries).

Dans le premier cas, l'hôte ne fournit nécessairement au parasite que les sels minéraux ; dans le second, le parasite tire intégralement son aliment de la plante hospitalière.

Le parasitisme est encore partiel, lorsque la plante parasite, bien que dépourvue de chlorophylle, prend contact par certaines parties de son corps avec des composés organiques inertes, tels que l'humus du sol, qu'elle absorbe et assimile. Dans ce cas, le régime du parasite est *mixte*, c'est-à-dire *à la fois saprophyte et parasite*.

Par exemple, le Phytophthore infestant, Champignon qui cause la maladie de la Pomme de terre, végète entièrement dans l'intérieur de l'hôte : c'est un *parasite total*. Au contraire, la Truffe, Champignon ascomycète, enfonce seulement certains filaments de son thalle dans la racine du Chêne, tandis que d'autres restent libres dans la terre : c'est un *parasite partiel*.

Parasitisme atténué du Gui, etc. — L'étude des *échanges gazeux* des parasites phanérogamiques verts a montré que, chez eux, le parasitisme peut offrir les degrés les plus divers.

C'est ainsi que la feuille du Gui, en été, n'assimile que trois fois moins

de carbone que la feuille du Pommier, à égalité de surface ; en hiver, elle continue à exercer cette fonction, et même dégage de l'oxygène, si la température n'est pas trop basse, tandis qu'alors les rameaux dénudés de l'hôte n'assimilent pas le carbone d'une façon sensible. Le parasitisme est donc ici très atténué et en quelque sorte limité au prélèvement des sels minéraux. On peut même dire qu'il passe à la symbiose ; le Gui est à même, en effet, au printemps par exemple, de fournir à la plante hospitalière des principes carbonés, dus à son activité propre, ce que prouve l'étude de l'assimilation et de la variation du poids sec du Gui. Mais il n'en reste pas moins que la sève brute de l'hôte lui est indispensable.

Les choses se passent de la même manière chez les Mélampyres (fig. 750) ; comme le Gui, ces plantes se suffisent à peu près en carbone.

Chez les espèces à feuillage vert foncé, comme le Rhinanthe (fig. 751), l'assimilation chlorophyllienne est au contraire moins intense, et par suite le parasitisme plus marqué, que dans les espèces précédentes.

Enfin, la vie parasitaire devient presque complète chez les individus à feuillage d'un vert jaunâtre, comme certains Rhinanthes, qui ne dégagent de l'oxygène qu'en présence d'une lumière très intense.

Parasitisme absolu ou facultatif. — De nombreuses plantes, ordinairement parasites, vivent fréquemment aussi en saprophytes. On peut même cultiver et faire fructifier, dans un milieu inerte approprié, bien des espèces qui, dans l'état de nature, ne vivent qu'en parasites.

Toutefois, un certain nombre d'entre elles résistent entièrement aux tentatives de culture, ce qui porte à les considérer, provisoirement du moins, comme irrévocablement adaptées à la vie parasitaire.

Cela conduit à distinguer :

1° Le *parasitisme facultatif*, comme celui du Gui, dont les graines germent très bien en l'absence de toute plante nourricière ; celui de l'Orobanche et de la Clandestine (fig. 752), qui se laissent de même facilement cultiver à l'état libre ; enfin celui de nombreuses espèces de Bactériacées pathogènes (Bacille du charbon, du choléra,...) ;

2° Le *parasitisme nécessaire*, comme celui des *rouilles* (rouille du Blé, p. 681), pour lesquelles on n'a pas réussi jusqu'ici à constituer de milieu nourricier convenable.

Parasites monophytes et diphytes. — Un parasite se développe, tantôt sur une seule et même espèce (Péronospore de la Vigne....), tantôt au contraire passe habituellement d'une espèce à une autre pour parcourir toutes les phases de son développement, comme la rouille du Blé, qui se propage du Blé à la Berbéride (Épine-vinette) et inversement (p. 682).

Dans le premier cas, le parasite est dit *monoïque* ou *monophyte ;* dans le second, *dioïque* ou *diphyte*.

Il arrive même que plusieurs plantes, d'espèces souvent

très éloignées, puissent nourrir le même parasite. Le Gui, par exemple, rare sur le Chêne, prospère sur le Peuplier et le Pommier ; la Clandestine vit sur les racines des Aulnes, des Saules, etc. ; les Cuscutes, sur les plantes les plus diverses (Thym, Ajonc, Genêt....). Ces parasites peuvent être qualifiés de *polyoïques* ou de *polyphytes*.

SECTION I

PARASITES PHANÉROGAMIQUES

Principaux genres. — I. — Parmi les *parasites phanérogamiques verts*, on remarque :

1° Les Santalacées (Santal, Thésium), fixées aux racines de leurs plantes hospitalières, savoir, les herbes des pelouses sèches pour le Thésium ;

2° Les Loranthinées, comme le Gui blanc (*Viscum album*) du Pommier et du Peuplier et le Loranthe du Châtaignier, parasites sur la tige de ces arbres ;

3° Les Rhinanthées, de la famille des Scrofularinées, comme le Rhinanthe (fig. 751), le Mélampyre (fig. 750) et l'Euphraise, si fréquents sur les racines des herbes des prairies.

II. — Parmi les *parasites plus ou moins complètement dépourvus de chlorophylle*, citons :

1° Les Balanophoracées (Balanophore du Quinquina) (fig. 748) et les Rafflésiacées (Rafflésie), plantes tropicales, affines aux Loranthinées et aux Santalacées ;

2° La Cuscute (Convolvulacée), parasite redoutable du Trèfle, de la Luzerne (fig. 749 et 762) ;

3° Les Orobanchées, voisines des Rhinanthées, et notamment l'Orobanche, plante brune, parasite sur les racines du Genêt, plus rarement du Lierre ;

4° Enfin les Lathrées (L. clandestine et L. Squamaire, fig. 752), qui se distinguent des Rhinanthées, auxquelles elles se rattachent botaniquement, par leur manque presque complet de chlorophylle ; elles végètent fréquemment sur la racine des Saules, de l'Aulne, etc.

L'individualité des parasites subsiste dans l'association. — Il va de soi, que de ce qu'un parasite vive uniquement des sucs de la plante hospitalière, il ne s'ensuit nullement que les principes contenus dans ces

sucs doivent se trouver en lui, d'abord, parce que le parasite n'absorbe que certains d'entre eux, ensuite, parce qu'il transforme ceux qu'il absorbe en composés qui lui sont propres.

C'est ainsi que le tanin du Gui diffère de celui du Chêne sur lequel il végète; que le Loranthe du Strychnos ne renferme pas de strychnine, non plus que le Balanophore des Quinquinas de la quinine.

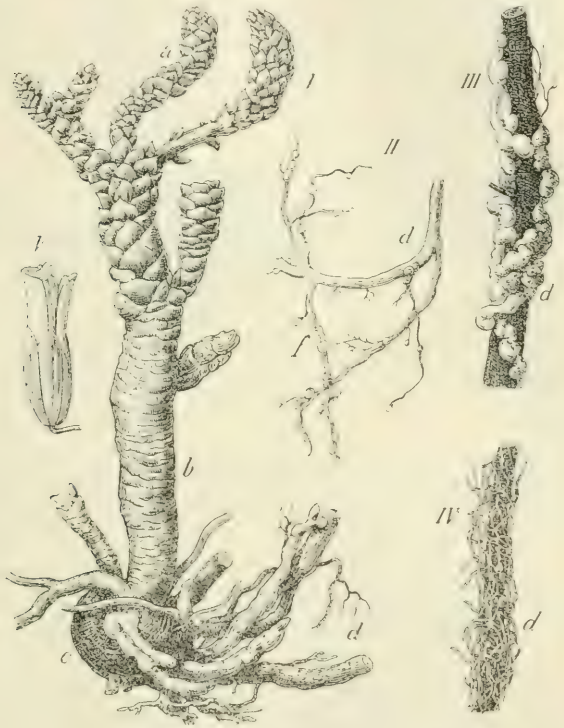


Fig. 752 à 754. — I, Lathrée (*Lathræa Squamaria*) ; *a*, tiges florifères jeunes, couvertes d'écailles charnues ; *b*, rhizome ; *c*, tubercule basilaire ; *d*, racines. — II, *d*, racine avec suçoirs *f*, arrachés d'une racine de Saule. — III, racine de Saule, enveloppée de racines de Clandestine (*L. Clandestina*) avec nombreux suçoirs. — IV, racine d'Aulne, avec réseau de racines grêles de *L. Squamaria* et suçoirs. — V, fleur (2 étamines). (Le tout un peu réduit) (Heinricher).

Mode de contact entre le parasite et l'hôte. — C'est par la racine terminale ou par des racines latérales, localement différenciées en *suçoirs*, que les parasites précédemment énumérés s'implantent dans les tissus de l'hôte, le reste du corps gardant le libre contact de l'atmosphère ou du sol. Ce sont, en un mot, des *parasites épiphytes*.

1° **Suçoirs des Lathrées.** — Considérons, par exemple, la Clandestine (*Lathræa clandestina*), fréquente sur les racines des Saules, et dont les grandes fleurs bleu violacé, cachées dans l'humus, se montrent parfois à peine au dehors : puis la Squamaire (*L. Squamaria*), qui attaque de préférence les racines de l'Aulne.

La racine principale de ce parasite (fig. 752, I, *c*) est renflée, élargie en tubercule. De sa base se détachent de nombreuses et fortes radicelles (*d*), qui divergent en tous sens, en

Fig. 755.

Fig. 756.

Fig. 755. — *cf*, coupe médiane d'un suçoir de Lathrée Clandestine ; *ab*, racine du parasite, en coupe longitudinale ; *k*, ses faisceaux ; *m*, radicelle ; *c*, portion externe du suçoir ; *d*, groupe de trachéides, entourées d'une couche de tissu hyalin ; *f*, suçoir proprement dit, dans l'écorce (*g*) du Saule ; *i*, partie mortifiée de l'écorce ; *h*, bois (gr. : 6).

Fig. 756. — *d*, extrémité de quelques filaments du suçoir de la Lathrée Clandestine ; *a*, parenchyme cortical ; *b*, masse gommeuse, provenant de la digestion de l'écorce, avec oxalate de calcium intact (*c*), et deux cellules isolées, dont l'une renferme de l'amidon (gr. : 50) (Heinricher).

quête d'une racine hospitalière : sa face supérieure donne insertion à des rhizomes écailleux (*b*), qui s'épanouissent en tiges florifères (*a*). Au voisinage des racines de l'hôte, les radicelles de la Squamaire se ramifient en un réseau fin et serré (IV), qui bientôt les enlace de toutes parts ; les ramifications sont moins nombreuses dans la Clandestine (III).

Les suçoirs, renflements arrondis fort nombreux, se détachent de ce lacis superficiel (II, *f*) en séries, échelonnées le long des radicelles. Dans la Clandestine (III), leur diamètre ne descend guère au-dessous d'un millimètre ; ceux de l'autre espèce sont plus petits. Les grosses racines n'en portent pas.

Structure des suçoirs. — Dans un suçoir, il y a lieu de distinguer (fig. 755) une portion (*c*), extérieure aux tissus de

l'hôte, qui offre la structure ordinaire de la racine du parasite, et une *portion intracorticale* ou *suçoir proprement dit* (*f*).

Cette dernière, conique dans la Clandestine et nommée parfois *cône de pénétration* (fig. 757), se compose d'un *paren-*

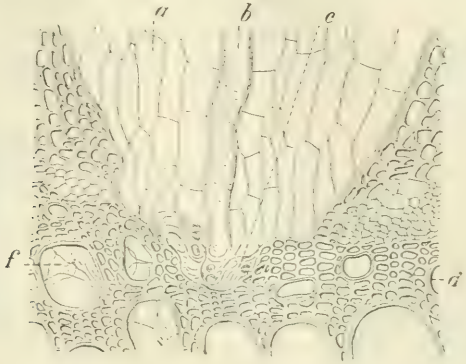


Fig. 757. — *a-c*, extrémité d'un suçoir compact de Lathrée (*Lathræa Clandestina*), en coupe longitudinale ; *a*, parenchyme ; *b*, trachée ; *c*, bois en voie de digestion (voy. fig. 756) ; *d*, bois de l'hôte avec vaisseaux normaux ; *f*, thylles (vaisseaux obstrués par une poussée du parenchyme adjacent) (gr. : 200) (Heinricher).

chyme à cellules nettement sériées en files parallèles à l'axe (*a*), avec, au centre, un groupe de *vaisseaux spiralés* ou *tra-*

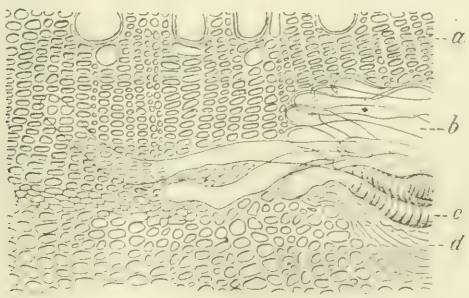


Fig. 758. — *a*, coupe transversale du bois de l'Aulne ; *f*, zone génératrice libéroligneuse (liber en bas) ; *b*, filaments du suçoir thalliforme de la Squamaire (*Lathræa Squamaria*) ; *c*, trachéides ; *d*, liber, en voie de digestion (gr. : 200) (Heinricher).

chéides (*b*), qui se raccordent au système vasculaire de la portion extérieure du suçoir (fig. 755, *d*) et donnent passage aux produits absorbés dans les tissus hospitaliers.

Le suçoir proprement dit est entièrement *exogène*, c'est-à-

dire qu'il provient du simple développement des cellules superficielles de la racine en un faisceau compact de filaments.

Dans la Squamaire (fig. 758), la terminaison du suçoir dans les tissus de l'hôte est différente. Au lieu de rester unis, les filaments cellulaires (*b*) divergent en tous sens au niveau de l'assise génératrice libéroligneuse et pénètrent même dans le bois : ils rappellent ainsi un thalle de Champignon, d'où la dénomination de *suçoir thalliforme*, ou de *suçoir dissocié*, par

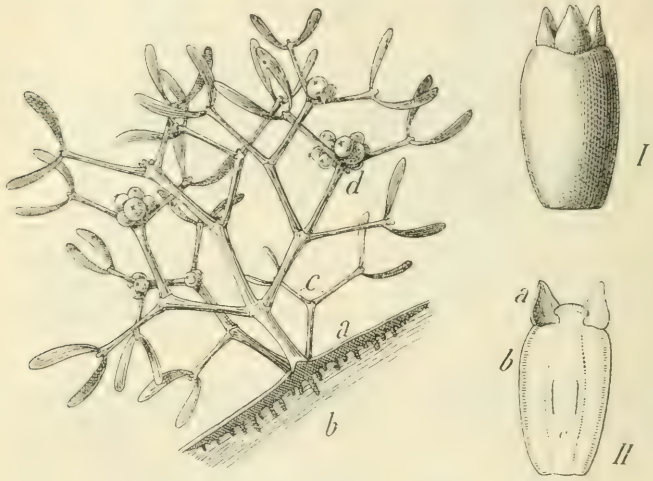


Fig. 759. — Gui blanc (*Viscum album*). — *a*, suçoirs principaux et secondaires ; *b*, bois du Pommier ; *c*, fausse dichotomie de la tige ; *d*, groupe de baies, provenant d'ovaires infères (Réduit). — I, fleur femelle ; II, coupe long. ; *a*, calice ; *b*, portion calicinale accrue de l'ovaire infère ; *c*, ovaire proprement dit, à loge de bonne heure oblitérée (voy. *Fleur*).

opposition au suçoir *compact* ou *associé* de l'espèce précédente.

Le parasitisme des Lathrées, comme celui des Orobanches, est purement de fréquence ; car on peut cultiver ces plantes à la manière des plantes ordinaires.

Action digestive du suçoir. — La pénétration du suçoir dans les tissus hospitaliers a lieu, non par voie mécanique, mais *par voie chimique*.

Tout autour du suçoir, l'amidon disparaît des parenchymes de l'hôte à une assez grande distance ; les membranes sont attaquées et dissoutes (fig. 757, *c*), et les produits de l'attaque absorbés par le suçoir. Dans l'écorce et le bois, par exemple, les membranes se gonflent (fig. 756) sous l'action des principes émis par le parasite et deviennent comme mucilagineuses ; seul, l'oxalate de calcium (*c*) reste inattaqué.

Cette pénétration *par digestion* est tout à fait comparable à celle par laquelle une radicelle se fait jour au travers de l'écorce de la racine-mère, pour gagner le milieu ambiant.

Les autres Rhinanthées (Mélampyre....), les Orobanchées, les Santalacées se comportent d'une manière analogue.

2° Suçoirs du Gui. — Lors de la germination de l'embryon du Gui (*Viscum*) sur une branche de Pommier, un *suçoir principal* (fig. 759), issu de la base même de la tigelle, laquelle est élargie en disque adhésif (fig. 760, *b*), s'enfonce dans l'écorce de l'hôte jusqu'à l'assise génératrice libéroligneuse.

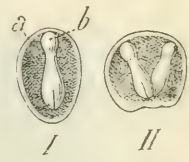


Fig. 760. — I, coupe d'un noyau de Gui à un seul embryon dicotylédoné ; *b*, base renflée de l'hypocotyle ; *a*, albumen amylacé, enveloppé par la partie interne du péricarpe. — II, noyau à deux embryons.

Là, il se ramifie en tous sens en cordons de plus en plus grêles, qui se développent à la surface même du bois, sur une longueur de 20 et jusqu'à 30 centimètres (fig. 759, *a*). Ces ramifications émettent alors intérieurement de nombreux diverticules, ici encore de nature exogène, qui ne sont autres que des *suçoirs secondaires* : ceux-ci s'enfoncent dans les couches ligneuses (*b*) les plus voisines, surtout dans les rayons médullaires, où ils puisent librement la sève montante, seule indispensable à la nutrition du parasite.

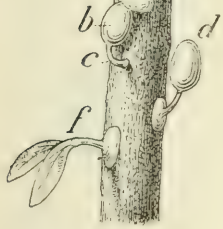


Fig. 761. — Germination. — *a*, péricarpe visqueux (*viscine*) ; *b*, noyau ; *c*, hypocotyle (tigelle), étalé en disque adhésif ; *d*, état plus avancé ; *f*, plantule de deux ans, avec la première paire de feuilles (Engler).

A mesure que la branche hospitalière s'épaissit par la formation de nouvelles rondelles ligneuses annuelles, les suçoirs s'allongent par leur base, attenante au cordon (*a*) d'où ils proviennent, de manière que l'ensemble de ces cordons reste toujours localisé entre le bois et le liber.

Il suffit que la baie visqueuse du Gui tombe sur une branche de Pommier (fig. 761), ou que les Oiseaux qui s'en nourrissent en déposent le noyau dans quelque anfractuosité de l'écorce ou dans une de ces plaies qu'y produisent souvent les Oiseaux insectivores, mieux encore qu'on l'introduise directement dans une entaille préparée à cet effet, pour que la base renflée de l'hypocotyle, simple tigelle sans radicule terminale (fig. 760, *b*), se développe en parasite : l'embryon n'offre de racine différenciée à aucun moment.

Ce n'est guère qu'au bout d'un an que le suçoir principal.

issu du disque adhésif (fig. 761), arrive à la périphérie du bois ; quant aux deux premières feuilles opposées de la tige (fig. 761, *f*), elles apparaissent seulement au cours de la troisième année.

Rappelons ici que la pénétration du suçoir dans l'écorce de l'hôte est nettement favorisée par le phototropisme négatif de la tigelle (p. 443).

Fig. 762. — I, Cuscute, parasite sur une Luzerne (*b*) ; *a*, glomérules de fleurs roses ; *c*, fragment de tige détachée, avec traces des suçoirs. — II, portion de tige avec suçoirs (*c*) (voy. aussi fig. 749).

Ici encore, le parasitisme n'est qu'occasionnel, puisque l'embryon peut germer librement. Toutefois cette germination, comme du reste celle du Loranthe d'Europe, ne s'effectue qu'à la lumière, et seulement au printemps qui suit la maturité du fruit ; elle s'opère mieux en l'absence de la substance gluante ou *viscine* du péricarpe (fig. 761, *a*).

3° Suçoirs de la Cuscute. — L'espèce la plus commune de ce genre de parasites, la Cuscute du Thym (*Cuscuta épithymum*, fig. 762), vit non seulement sur le Thym, mais encore sur la Bruyère, le Genêt, ainsi que sur des plantes de grande culture (Trèfle, Luzerne), qu'elle épuise rapidement. D'autres espèces se rencontrent sur le Chanvre, sur l'Ortie, sur le Houblon, etc.

Fig. 763. — Fleur de Cuscute isolée. — *a*, calice ; *b*, corolle gamopétale, concrescente avec les 5 étamines. Au centre, pistil à 2 stigmates.

La graine de la Cuscute, très petite, renferme un embryon filiforme, enroulé sur lui-même et noyé dans un albumen amylacé. Cet embryon imparfait développe son extrémité radiculaire dans le sol (fig. 749, *1,2*), celui d'une luzernière, par exemple, tandis que l'extrémité opposée s'allonge en une tige grêle, incolore ou rosée, dont les feuilles sont réduites à de toutes petites écailles.

Grâce à son mouvement révolutif (p. 423), la tige finit par rencontrer la plante hospitalière : elle s'enroule alors autour de la tige et y enfonce de distance en distance des suçoirs, nés de l'irritation aux points de contact (fig. 762, *c*). Ces

suçoirs représentent de simples émergences péricycliques, qui soulèvent l'épiderme et pénètrent dans la plante nourricière : leurs files cellulaires axiles se différencient, comme dans les parasites précédents, en vaisseaux annelés ou spiralés.

La partie terminale du suçoir revêt ici l'aspect thalliforme déjà signalé pour la Squamaire (fig. 758), et la nutrition du parasite par son intermédiaire devient assez active pour que la racine terrestre et toute la base de la tige de la Cuscute puissent sans inconvénient se détruire : toutefois, cette destruction se produit alors même qu'aucun suçoir n'est encore développé, auquel cas le parasite peut périr.

La plante hospitalière, désormais seule à entretenir le parasite, ne tarde pas à s'affaisser épuisée : on voit alors çà et là, dans les champs de Trèfle infectés, de larges surfaces dénudées, couvertes de tiges de Cuscute enchevêtrées, avec leurs nombreux glomérules serrés de fleurs roses (fig. 763).

Fig. 764. — *b*, tubercule de Balanophore (*Balanophora fungosa*), fixé par des suçoirs rameux à la racine hospitalière *a* ; celle-ci émet dans le parasite des ramifications figurées en brun ; *c*, *d*, jeunes inflorescences (voy. aussi fig. 748). (Réduit de moitié) (Sachs).

4° Suçoirs des Rafflésies, etc. — Chez les Rafflésiacées et les Balanophoracées (fig. 748), le parasitisme dégrade l'appareil végétatif, au point de le réduire essentiellement aux suçoirs.

Une des plus remarquables, parmi ces plantes tropicales, est la *Rafflésie*, qui végète à fleur de terre sur les racines des *Cissus* (Vitée) dans les forêts humides de Java et de Sumatra.

La Rafflésie revêt l'aspect d'une sorte de gros tubercule extérieur, d'où partent des cordons parenchymateux, ramifiés en suçoirs thalliformes dans la racine hospitalière, tandis que de l'autre côté prend naissance une immense et unique fleur brunâtre, large parfois de plus d'un mètre, sessile sur le tubercule, si bien qu'au premier abord elle semble appartenir au Cissus. Cette fleur est, tantôt hermaphrodite, tantôt unisexuée par avortement ; par l'odeur infecte qu'elle répand, elle attire certains Insectes qui assurent la pollinisation. Celle-ci se fait difficilement par voie directe, parce que les anthères sont cachées à l'intérieur de la fleur.

Le genre *Balanophore* (fig. 764), dont une espèce vit en parasite sur les Quinquinas, offre une organisation analogue.

SECTION II

PARASITES CRYPTOGAMIQUES

Ce groupe renferme le plus grand nombre des parasites, et il importe d'autant plus de les connaître que bon nombre d'entre eux s'attaquent aux plantes de grande culture et en provoquent le dépérissement, causant par là un grand dommage à l'agriculture.

Ces parasites sont, soit des Champignons, soit des Bactériacées ; ils vivent le plus ordinairement aux dépens d'autres végétaux. Ceux qui provoquent, chez l'Homme ou les animaux, les maladies contagieuses, seront l'objet d'une étude spéciale, dans la Xe Partie (voy. *Charbon,...*).

Nous ne décrivons ici que quelques formes typiques de ces organismes, en réservant les autres pour la partie purement cryptogamique de ce livre.

I. — CHAMPIGNONS PARASITES

Définition. — Le contact entre les Champignons parasites et leurs plantes hospitalières s'effectue, tantôt par simple *juxtaposition* et *interposition*, compliquée le plus souvent de pénétration locale dans l'intérieur même des éléments cellulaires de l'hôte, sous forme de suçoirs ; tantôt par *pénétration intégrale* du thalle dans ces éléments : ce qui conduit à distinguer :

1° Les *parasites ectophytes*, les uns *superficiels*, les autres *intercellulaires* ;

2° Les parasites *endophytes* ou *intracellulaires*.

1. — Parasites superficiels. — 1° *Uncinule.* — A ce groupe se rattache le genre *Uncinule*, et notamment l'Uncinule spiral, dit encore Erysiphe de Tucker (fig. 765), qui végète sur les feuilles et les fruits de la Vigne et y produit la maladie, dite *oïdium*, *meunier*, ou *mal blanc*. On ne le connaît en France que depuis 1847 ; il paraît avoir été importé d'Amérique.

Le *thalle* ou *mycélium* de cet Ascomycète se développe à la surface des feuilles et des fruits, surtout à l'humidité, et ses

deux cloisons, se dirigeant l'une vers l'autre, ne tardent pas à se joindre dans l'axe (fig. 1275, *f*), ce qui divise en définitive l'ovaire adulte en deux loges, dites parfois *fausses loges*.

On peut donc considérer l'ovaire adulte des Crucifères comme composé de deux carpelles fermés, mais avec placentas latéraux, et non axiles, ni proprement pariétaux.

Placentation centrale. — Un cas particulier de placentation pariétale, dit *placentation centrale*, caractérise les Primulacées. Chez ces plantes, les placentas sont localisés *à la base* des cinq carpelles, et constitués par une simple protubérance de chacun de ces derniers. En s'unissant ensuite entre elles, dans la cavité ovarienne, ces protubérances finissent par former une sorte de massue axile, courtement pédonculée (fig. 984 et 985), qui semble être le prolongement direct du pédicelle floral : c'est là le *placenta central* (*d*), couvert d'ovules.

Que la placentation soit pariétale proprement dite, ou centrale (*pl. basilaire*), l'ovaire est normalement uniloculaire.

Fig. 984.

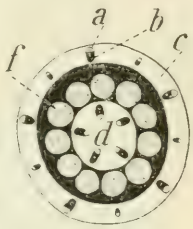


Fig. 985.

Fig. 984. — Pistil de Primevère. — *a*, réceptacle ; *b*, ovaire à placenta central ; *c*, style ; *d*, stigmate.

Fig. 985. — Coupe transversale de l'ovaire du Mouron (*Anagallis arvensis*, Primulacée). — *a*, liber ; *b*, bois ; *c*, paroi ovarienne ; *d*, placenta central avec cinq faisceaux inverses ; *f*, ovules.

Degrés d'union des carpelles. — Les carpelles des pistils gamocarpelles ne sont pas nécessairement soudés entre eux dans toute leur étendue.

L'union se fait tout au moins dans la région ovarienne, auquel cas l'ovaire forme un corps unique, tandis que les styles et les stigmates restent libres et indiquent nettement le nombre des carpelles. C'est ainsi que, dans le Pommier, on trouve cinq styles libres (fig. 987), correspondant aux cinq loges de l'ovaire gamocarpelle qu'ils surmontent. Dans l'Œillet (fig. 986), l'ovaire bicarpellé se prolonge par deux styles libres ; on en trouve trois, dans la Silène et la Stellaire ; cinq, dans le Céraiste et le Lychnis (fig. 805) (Caryophyllées).

Il arrive pourtant que l'union des ovaires ne s'effectue qu'à leur base, leur portion terminale restant libre comme les styles (Colchique, fig. 1287).

Ailleurs, les styles sont unis entre eux, comme les ovaires, et seuls les stigmates restent libres (Campanule).

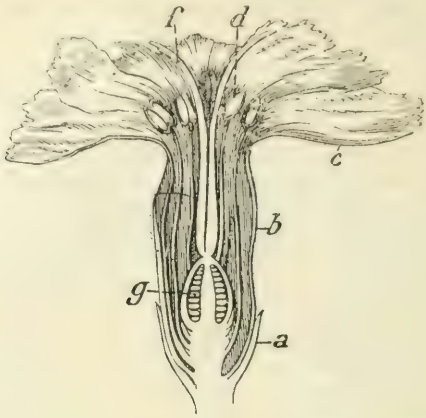


Fig. 986. — Coupe d'une fleur d'Œillet. — *a*, bractées; *b*, calice; *c*, corolle; *d*, étamines; *f*, les deux stigmates; *g*, ovaire à placentation axile.

Dans l'Iris (fig. 989), la portion supérieure seule des trois

Fig. 987 et 988.

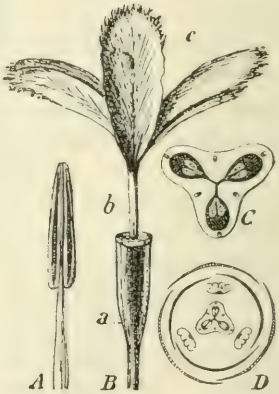


Fig. 989.

Fig. 987 et 988. — I, fleur du Pommier; *a*, calice; *b*, corolle. — II, section longit.; *c*, étamines, insérées sur le bord de la coupe, *d*, les cinq styles; *f*, ovaire infère.

Fig. 989. — *A*, étamine d'Iris, à déhiscence extrorse. — *B*, pistil; *a*, ovaire infère; *b*, style; *c*, stigmate. — *C*, coupe transv. de l'ovaire, montrant les trois placentas axiles. — *D*, diagramme de la fleur (4 verticilles trimères, régulièrement alternes).

styles reste indépendante et s'étale en trois lames pétaloïdes (*c*);

il en est de même dans le Safran (fig. 435), dont les trois styles, élargis supérieurement en autant de stigmates concaves (*g*), forment le *safran* du commerce.

Fig. 990. — *a*, calice de la Pivoine ; *b*, les trois carpelles libres, à stigmate foliacé, devenus autant de follicules, en voie de déhiscence (grand. nat.).

Enfin, l'union des carpelles peut être complète, comme dans le Lis (fig. 980), la Primevère (fig. 984), le Chèvrefeuille.

3° Pistil dialycarpelle. — Chez les Angiospermes, les pistils dialycarpelles sont toujours formés de carpelles fermés. Chaque carpelle, pourvu seulement, dans la plupart des cas, d'un ou deux ovules, offre alors à considérer un ovaire uniloculaire, un style et un stigmate simple (fig. 978, *c*).

Ce genre de pistils est fréquent chez les Renonculacées. Dans la Pivoine, par exemple (fig. 990), on trouve un verticille de 3 à 5 gros carpelles libres, à placenta axile pluriovulé ; dans la Renoncule (fig. 938), dans le Magnolier (fig. 889), un grand nombre de petits carpelles uniovulés sont disposés en spirale sur le réceptacle.

Pareillement, le Fraisier (fig. 890) offre un pistil dialycarpelle, dont les nombreux carpelles forment les petits grains secs, disséminés sur le réceptacle accru et charnu de la fraise.

Fig. 991. — Carpelle de Cycas (*Cycas revoluta*) ; *a*, ovules orthotropes, à divers états de développement ; *b*, partie végétative pennée du carpelle (réduit au quart).

Le Badianier (*Ilicium anisatum*, Magnoliacée) offre 8 carpelles libres, placés côte à côte

en couronne et donnant le fruit sec aromatique, dit *anis étoilé*.

2. — Pistils gymnospermes. — 1° **Cycadées.** — Considérons d'abord le pistil des Cycadées, plantes toutes dioïques, qui occupent la base du groupe des Gymnospermes

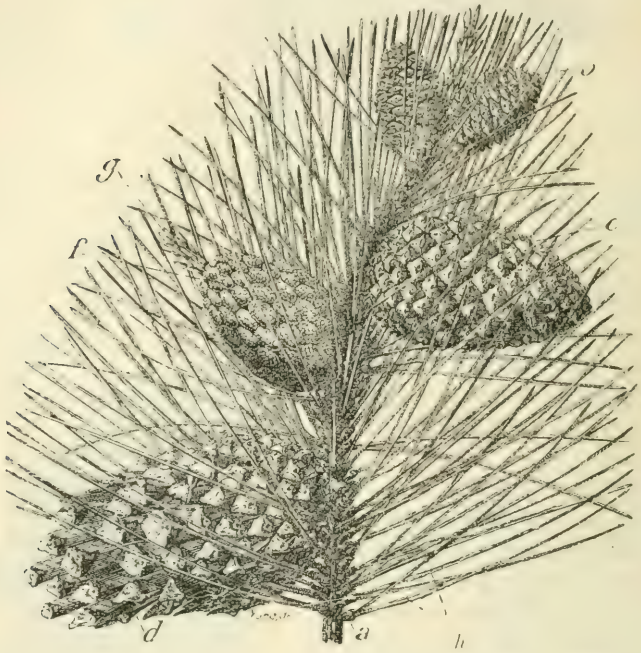


Fig. 992. — Pin silvestre. — *a*, rameau court, couvert d'écailles, portant les deux feuilles aiguillées (*h*) ; *b*, jeunes cônes femelles ; *c*, cône à la fin de la première année ; *d*, cône mûr (deuxième année) ; *f*, cône mâle, à nombreuses fleurs ovoïdes, réduites à un axe couvert d'étamines ; *g*, prolongement de la tige feuillée, au-dessus du cône mâle éphémère.

et forment la transition entre les autres Phanérogames et les Cryptogames vasculaires.

La disposition la plus simple de la fleur femelle est offerte par le genre Cycas. Les carpelles qui la composent sont groupés en rosette tout autour du rameau, et leur forme est celle des feuilles, c'est-à-dire composée pennée (fig. 994). Or, tandis que les folioles supérieures restent végétatives, les folioles inférieures se différencient en autant de gros ovules droits, longs d'un à deux centimètres (*a*). On verra plus loin que, chez les Angiospermes, l'ovule est pareillement une production d'un

lobe de feuille carpellaire ou d'une foliole : mais l'intérêt que présentent les carpelles des Cycas est que la nature foliolaire de l'ovule y est évidente.

Les carpelles restent, on le voit, largement *ouverts*, réduits chacun à un ovaire : ils sont, en d'autres termes, astigmatés.

La fleur femelle des autres Cycadées offre l'aspect d'un long épi, formé de nombreux carpelles.

2° **Conifères**. — Chez les Conifères, les choses sont un peu plus compliquées.

Dans le Pin et le Sapin, par exemple, plantes monoïques,

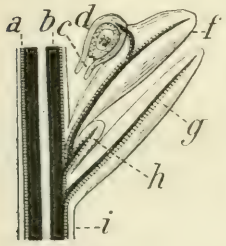


Fig. 993.

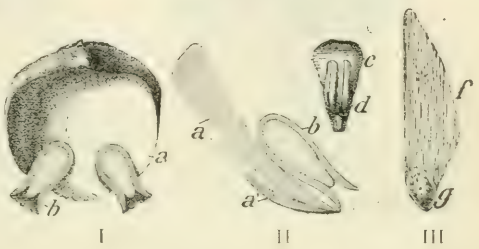


Fig. 994.

Fig. 993. — Fleur femelle des Conifères. — *i*, axe du cône femelle ; *a*, écorce et liber ; *b*, bois ; *c*, micropyle ; *d*, ovule avec trois archégones ; *f*, écaille carpellaire ; *h*, rameau court, qui a produit *f* ; *g*, bractée mère.

Fig. 994. — Fleurs du Pin. — I, *a*, écaille carpellaire de face ; *b*, les deux ovules, à micropyle dirigé en bas. — II, coupe ; *a'*, bractée mère ; *c*, étamine ; *d*, sacs polliniques. — III, *g*, graine ; *f*, aile du tégument.

les fleurs femelles naissent en grand nombre le long d'un rameau et forment toutes ensemble le *cône femelle* (fig. 992, *b*).

Chaque fleur (fig. 993, *f*) est située à l'aisselle d'une *bractée mère* (*g*) et consiste en un court pédicelle (*h*), portant à son extrémité deux feuilles seulement, qui ne sont autres que les carpelles ; mais, au lieu d'être libres, comme chez les Cycadées, ces carpelles s'unissent par leurs bords les plus rapprochés en une lame ou *écaille* unique (fig. 994, I, *a*), de telle manière que la face interne ou ventrale du double carpelle ainsi constitué soit dirigée vers la bractée mère, et la face externe ou dorsale vers l'axe de l'inflorescence.

Les ovules sont toujours portés par la face dorsale de l'écaille carpellaire (fig. 993, *d*), au nombre de deux dans le Pin et le Sapin (fig. 994, I), insérés d'ordinaire chacun vers l'extrémité supérieure du carpelle correspondant.

On voit, en résumé, que, chez les Cycadées, le pistil est gymnosperme dialycarpelle, tandis que, chez les Conifères, il est gymnosperme gamocarpelle.

Ovaire supère ; ovaire infère. — 1° Lorsque, chez les Angio-

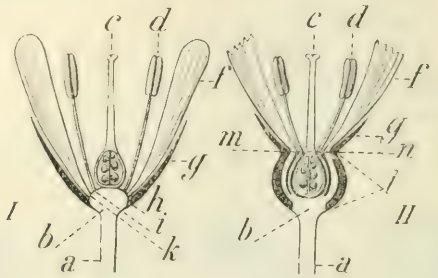


Fig. 995. — I, fleur à ovaire supère ; *a*, pédicelle ; *b*, réceptacle ; *c*, pistil à ovaire libre ; *d*, étamines ; *f*, pétales ; *g*, sépales ; *i*, *k*, *h*, insertion de plus en plus basse des verticilles extérieurs au pistil. — II, fleur à ovaire infère ; *l*, bases concrescentes des quatre verticilles ; *mn*, niveau au-dessus duquel ces verticilles redeviennent libres.

spermes, l'ovaire est libre au fond de la fleur (fig. 995, I), il

Fig. 996.

Fig. 997.

Fig. 998.

Fig. 996. — Fleur entière de Groseillier ; *a*, ovaire infère.

Fig. 997. — Coupe, montrant l'ovaire infère (*a*), à deux styles et deux placentas pariétaux ; les pétales sont plus petits que les sépales.

Fig. 998. — Pistil de Rhubarbe. — *a*, les trois stigmates ; *b*, ovule orthotrope bitegminé, dressé.

est dit *supère :* dans ce cas, les étamines, insérées sur le réceptacle plus bas que les carpelles, sont dites *hypogynes*.

Telles sont : le Lis et les Crucifères (fig. 876), où les verticilles extérieurs au pistil sont indépendants les uns des autres ; la Jacinthe (fig. 925) et le Prunier (fig. 950), où les

trois verticilles extérieurs ont leurs bases concrescentes, en tube dans le premier genre, en coupe dans le second.

Quand les étamines semblent prendre naissance, comme dans ce dernier cas, sur le bord d'une sorte de coupe, les étamines sont dites *périgynes*.

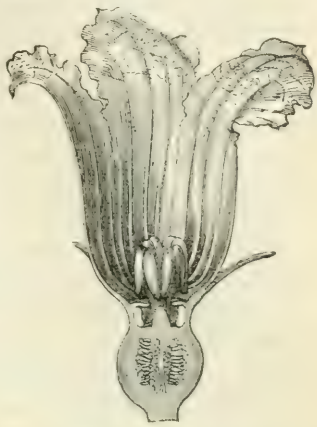


Fig. 999. — Fleur femelle de Courge, montrant l'ovaire infère, et les stigmates lobés.

2° L'ovaire est dit *infère* ou *adhérent* (fig. 995, II, *l*), lorsqu'il est concrescent avec les bases des verticilles extérieurs, elles-mêmes unies entre elles (Composées, Ombellifères, Iridées).

La fleur comprend alors, à la suite du pédicelle, un renflement complexe (II, *l*), formé extérieurement par les portions inférieures concrescentes des sépales, des pétales et des étamines, et intérieurement par l'ovaire du pistil ; au-dessus de ce renflement ou ovaire infère, les diverses pièces florales redeviennent libres (fig. 997).

Fig. 1000. — Fleurs d'Aristoloche (*Aristolochia Sipho*). — *a*, calice, en forme d'entonnoir recourbé, dilaté et trilobé à son ouverture ; *b*, niveau des étamines et du stigmate ; *c*, ovaire infère. — A droite, fleurs entières.

Les étamines, insérées ici en apparence sur l'extrémité supérieure de l'ovaire (fig. 995, II, *mn*), sont dites *épigynes*.

Dans les Ombellifères (fig. 909 *bis*), les sépales ne forment au-dessus de l'ovaire infère que de courtes pointes libres, qui

même peuvent manquer : au contraire, la portion libre des pétales et des étamines, ainsi que les deux styles, est très apparente. Dans l'Iris, la Courge (fig. 999) ou la Campanule, les quatre verticilles présentent tous des portions libres nettement développées, au-dessus de l'ovaire infère.

Quand l'ovaire, au lieu d'être complètement enveloppé, reste libre dans sa partie supérieure, comme dans la Courge turban, on le dit *demi-infère*.

On voit que si l'ovaire infère semble être placé au-dessous des autres organes de la fleur (fig. 997, *a* et 1000, *c*), c'est uniquement à cause de la concrescence basilaire des quatre verticilles : même, chez les Orchidées (fig. 927), l'ovaire infère (*f*) paraît constituer le pédicelle floral.

Il ne faut pas confondre avec un ovaire infère l'ovaire simplement inclus dans un réceptacle concave, comme c'est le cas pour les nombreux carpelles du Rosier (p. 770).

La disposition supère ou infère de l'ovaire est générale dans de nombreuses familles de Dicotylédones et même de Monocotylédones ; aussi ce caractère intervient-il dans la classification botanique.

Ovules. — Les ovules (fig. 976, *d*) ou futures graines sont des productions du placenta des carpelles, dans lesquelles se différencie une cellule mère d'endosperme, qui elle-même produit une cellule génératrice femelle ou oosphère.

Ils correspondent chacun *à un macrodiodange de Cryptogame vasculaire* (voy. *Sélaginelle*), et la cellule endospermique incluse, ou sac embryonnaire, à une *macrodiode*.

1° Phanérogames à ovules normaux. — Une ovule comprend trois parties :

1° Un corps cellulaire ovoïde, le *nucelle* (fig. 1001, *g*), partie fondamentale, purement parenchymateuse ;

2° D'ordinaire deux enveloppes protectrices (*ff'*), les *téguments*, qui laissent entre eux au sommet de l'ovule un petit pertuis, le *micropyle* (*i*) ;

3° Enfin le *funicule* (*b*), cordon d'attache, plus ou moins marqué, de l'ovule au placenta.

Le funicule renferme un rameau libéroligneux de la nervure placentaire, qui se prolonge dans le tégument extérieur pour en constituer le système nourricier.

On nomme *hile* la zone de jonction du funicule et du tégu-

ment extérieur (fig. 1003, I, *h*) et *chalaze* (fig. 1001, *e*) la zone de jonction du nucelle avec le tégument interne.

Téguments et funicule représentent une ramification du limbe du carpelle, quelque chose comme un lobe de feuille ordinaire, qui serait non pas aplati, mais en forme de coupe, et qui aurait donné naissance au mamelon ou émergence nucellaire. Du reste, dans les fleurs anomales (Trèfle), ils affectent bien, par un retour à l'état primitif, la forme ordinaire de lobes foliaires (p. 837).

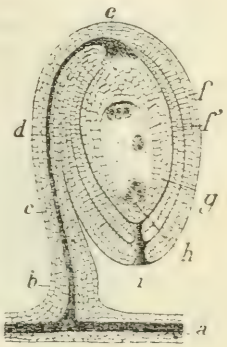


Fig. 1001. — Coupe longitudinale d'un ovule anatrope. — *a*, placenta avec faisceau libéroligneux ; *b*, funicule ; *c*, hile apparent ; *d*, raphé ; *e*, terminaison de la nervure, en touffe, à la chalaze ; *f*, *f'*, téguments ; *g*, nucelle, renfermant la cellule mère d'albumen, avec en haut les trois antipodes stériles ; *h*, triade fertile (oosphère et synergides) ; *i*, micropyle.

Les ovules qui ne sont pourvus que d'un seul tégument, ou *ovules unitegminés*, sont propres aux Gymnospermes (Pin, Cyprès, fig. 1005), à presque toutes les Dicotylédones gamopétales (Composées) et à quelques familles de dialypétales et d'apétales.

Les autres Phanérogames produisent des ovules à deux téguments ou *ovules bitegminés*.

1° Phanérogames innucellées. — Par un remarquable raccourcissement du développement, quelques familles, notamment les Santalacées, produisent des ovules sans nucelle (fig. 1095, *a*), ni tégument, qui affectent simplement la forme de petits corps parenchymateux ovoïdes, parcourus par un faisceau libéroligneux.

Ces Phanérogames, toutes dicotylédonées, sont dites *innucellées*.

Leurs ovules sont éphémères, à l'exception d'un seul : mais ce dernier est à son tour résorbé au cours de sa transformation en graine, ainsi, du reste, que la zone interne de la paroi ovarienne, en sorte que le fruit mûr ne renferme pas de graines; la plante est *inséminée*.

2° Phanérogames inovulées. — D'autre part, chez les Loranthinées (Loranthe, Gui), ainsi que chez les Balanophoracées, les ovules, et par suite aussi les graines, manquent entièrement, et c'est directement dans l'assise sous-épidermique du placenta, s'il existe, ou dans cette même assise à la face interne du carpelle, si le placenta n'est pas différencié (Gui, fig. 1099, II), que ces plantes constituent leurs cellules mères d'endosperme et par suite leurs oosphères (p. 882).

Par là, les Phanérogames *inovulées* se trouvent en opposition avec toutes les autres Phanérogames.

Résumé. — En résumé, sous le rapport de la conformation

de l'ovule, les Phanérogames se subdivisent en trois grands groupes :

1° Les *ovulées nucellées*, uni ou bitegminées, cas général ;
2° Les *ovulées innucellées* (Santalinées) ;
3° Les *inovulées* (Loranthinées).

Principales formes d'ovules. — L'ovule apparaît tout d'abord sur le placenta sous la forme d'un petit mamelon cellulaire (fig. 1007, *b*), qui est l'ébauche du funicule (fig. 1002, *1-3*).

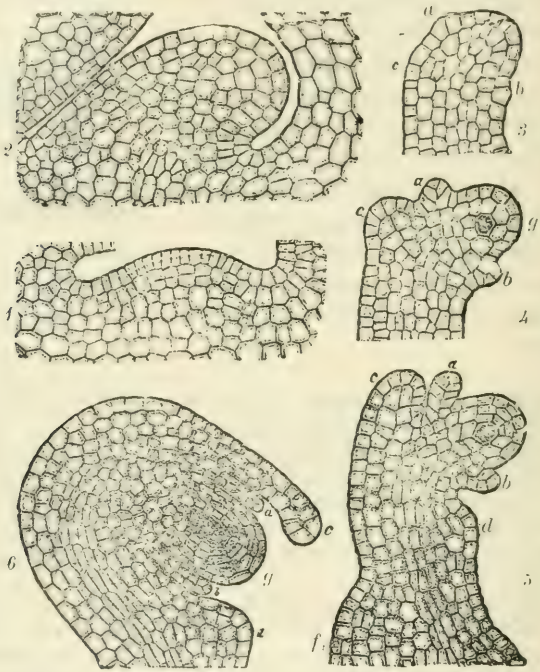


Fig. 1002. — Stades du développement de l'ovule anatrope de l'Onagre (*Œnothera biennis*). — *1, 2*, première ébauche du nucelle sur le placenta. — *3*, *a*, *b*, apparition du tégument interne; *c*, du tégument externe. — *4*, état plus avancé; on voit la cellule mère d'endosperme dans le nucelle (*g*). — *5*, *c*, *d*, tégument externe; le nucelle est en voie de renversement; *f*, funicule. — *6*, le renversement est achevé (gr. : 120).

A son sommet, ou un peu sur le côté, une multiplication cellulaire active donne lieu au nucelle (*4*, *g*) : après quoi, le tégument interne (*3*, *ab*), puis l'externe (*5*, *cd*), issus du sommet du funicule, s'élèvent en manière de bourrelet annulaire, et enveloppent le nucelle jusque vers son extrémité libre (fig. 1004), en ménageant un orifice, dit *micropyle*.

Selon le mode d'accroissement du nucelle et du funicule, on distingue trois formes principales d'ovules :

1° L'*ovule orthotrope* ou *droit* (fig. 1003, I). Dans ce cas, le nucelle se développe en direction rectiligne dans le prolongement même du funicule, en sorte que le *hile* (*h*) se trouve *opposé au micropyle* (*m*).

Cette forme, relativement rare, se rencontre chez les Polygonées (Rhubarbe, fig. 998; Oseille, Sarrasin) et chez toutes les Gymnospermes (Cyprès, fig. 1005; Cycas).

2° L'*ovule anatrope* ou *renversé* (fig. 1003, II). Ici le nucelle, tout en restant droit, se renverse sur le funicule, en tournant

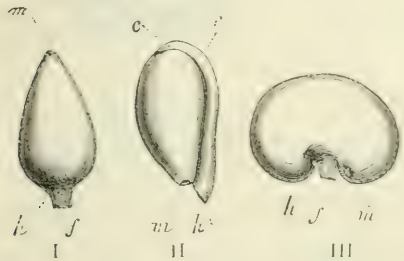


Fig. 1003.

Fig. 1004.

Fig. 1003. — I, ovule orthotrope, *m*, micropyle; *h*, hile; *f*, funicule. — II, anatrope; *h*, hile apparent; *c*, hile vrai et chalaze; *crh*, raphé. — III, campylotrope.

Fig. 1004. — Ovule anatrope presque constitué; à droite, en coupe. — *f*, funicule; *r*, raphé; *c*, chalaze; *p*, *s*, téguments; *n*, nucelle.

autour du hile, par suite d'une croissance plus active du côté appelé à devenir convexe. Le tégument de l'ovule ainsi renversé reste alors concrescent au funicule sur une plus ou moins grande longueur, ce qui donne lieu, sur le côté de l'ovule, à une côte saillante, nommée *raphé* (fig. 1001, *ce*), qui s'étend entre la chalaze et la partie inférieure libre du funicule.

On nomme ici hile, la zone apparente de jonction du funicule avec l'ovule (fig. 1003, II, *h*), le hile vrai (*c*) se trouvant au sommet du raphé (*r*) : on voit que, dans les ovules anatropes, le hile apparent est toujours *voisin du micropyle*.

L'ovule anatrope est de beaucoup le plus fréquent (Liliacées, fig. 981; Renonculacées, Rosacées); il réalise aussi la disposition la plus favorable à la formation des œufs, comme rapprochant le plus possible le micropyle du placenta, le long duquel passent les tubes polliniques fécondateurs.

Chez les Euphorbiacées, l'orifice micropylaire est couvert et protégé par une expansion parenchymateuse en manière de couvercle (fig. 1006, *a*), plus ou moins villeuse, et issue de la portion avoisinante du placenta.

3° L'*ovule campylotrope* ou *courbe* (fig. 1003, III). Dans cette troisième forme, c'est le nucelle lui-même qui s'infléchit sur le côté, par l'effet d'une accélération de croissance sur

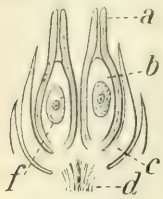


Fig. 1005.

Fig. 1006.

Fig. 1007.

Fig. 1005. — Ovules de Genévrier (*Juniperus Sabina*). — *a*, micropyle ; *b*, nucelle ; *c*, écaille carpellaire ; *d*, faisceaux vasculaires de l'axe du cône floral ; *f*, cellule mère d'endosperme.

Fig. 1006. — Ovule d'Euphorbe. — *b*, ovule anatrope ; *c*, son raphé ; *a*, son obturateur, de face et de profil (Baillon).

Fig. 1007. — *a*, carpelles très jeunes d'Asphodèle (*Asphodelus creticus*), incurvés, mais non encore fermés, ni soudés entre eux ; *b*, ovules (Payer).

l'une de ses faces : cette courbure est telle que le micropyle se rapproche tout à la fois du hile et de la chalaze.

On rencontre des ovules courbes chez les Légumineuses, les Crucifères, etc.

Ovules amphitropes. — On qualifie *d'amphitropes*, les ovules à la fois anatropes et campylotropes, à des degrés d'ailleurs variables.

Chez les Cactées, notamment, le funicule s'incurve, dans le plan de symétrie de l'ovule (qui est aussi celui du carpelle), en une boucle parfois très développée (fig. 1008), et le nucelle, plus ou moins renversé sur le funicule (ce qui donne lieu à un raphé, *c*), continue la courbure de ce dernier, en s'arquant lui-même.

Dans le genre Phyllocactus, par exemple, le nucelle est faiblement enroulé et se renverse simplement sur la boucle funiculaire : l'ovule est donc surtout anatrope.

Dans l'Opuntia, au contraire, le nucelle est nettement arqué dans le prolongement de la boucle funiculaire (fig. 1008, III), qui lui constitue une enveloppe complète : il est alors typiquement amphitrope.

Ovules hyponastiques et épinastiques. — Le renversement ou la courbure du nucelle sur le funicule se font de bas en haut ou de haut en bas, selon que la zone de plus forte croissance se localise vers le bas ou vers le haut de l'ovule. De là la distinction des ovules *hyponastiques* (Prunier, Papi-

lionacées, Crucifères, et *épinastiques* (Poirier, Rubiacées).

Les deux formes se rencontrent, on le voit, selon les genres, parmi les Rosacées (Prunier, Poirier).

Direction des ovules. — Les ovules sont dits *dressés* (Rhubarbe, fig. 998), ou *ascendants* (Poirier), quand ils sont dirigés vers le sommet de l'ovaire, les premiers partant du fond; *renversés* ou *pendants* (Prunier, fig. 950, Cannellier, fig. 966), dans le cas contraire; enfin *horizontaux*, lorsqu'ils se développent à peu près normalement au placenta (Coignassier, Lis, fig. 981).

Dans le premier cas, le micropyle est tourné vers le stigmate, si l'ovule est orthotrope (Rhubarbe); vers le pédicelle, s'il est courbe, ou anatrope (Poirier), le raphé se trouvant alors tourné, soit du côté extérieur (ovule hyponaste), soit du côté intérieur (ovule épinaste).

C'est l'inverse pour les ovules renversés ou pendants.

Quant aux ovules horizontaux, d'ailleurs ordinairement anatropes ou campylotropes, ils sont hyponastes ou épinastes, ou encore infléchis latéralement (Lis, fig. 1011, I).

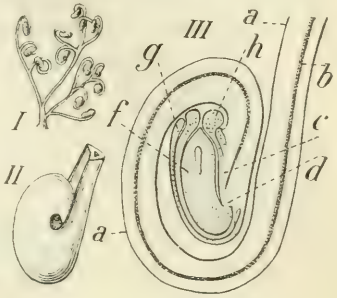


Fig. 1008. — I, grappe d'ovules du Cierge (*Cereus nycticalus*). — II, ovule amphitrope d'*Opuntia Salviana* (gross. : 20). — III, coupe de cet ovule dans le plan de symétrie; *aa*, funicule; *b*, faisceau vasculaire; *c*, raphé; *d*, hile; *f*, nucelle; *gh*, téguments (d'Hubert).

Nombre des ovules. — Le nombre des ovules est des plus variables dans la série des Phanérogames.

Tandis qu'il se réduit à un seul chez les Composées, les Graminées, etc., à 2 chez les Ombellifères (un par carpelle), à 4 chez les Labiées et Borraginées (deux par carpelle), à un nombre plus élevé chez les Papilionacées (Pois), il peut s'élever à plusieurs centaines chez les Liliacées, les Orchidées, à 2000 et jusqu'à 3000 chez les Cactées (Cierge), etc.

Ramification des ovules. — Chez diverses Cactées, le funicule, qui reste en général simple, se ramifie (fig. 1008, I) et produit un ovule à l'extrémité de chaque ramification.

Ainsi, tandis que les ovules des Opuntia sont à funicule simple, ceux de certains Phyllocactus et Cereus (Cierge), autres plantes grasses, sont associés en grappes d'une dizaine d'ovules et plus encore.

Structure du pistil. — 1° Carpelles. — Les carpelles du pistil, comme les filets des étamines, offrent la structure générale des feuilles.

1° *Ovaire.* — Dans l'*ovaire*, l'épiderme extérieur, toujours simple et dépourvu d'amidon et de cristaux, porte assez fréquemment des poils protecteurs (Légumineuses); l'épiderme intérieur est parfois stratifié (Cerisier).

Le parenchyme ovarien, pourvu de nombreux corps chlorophylliens, ainsi que d'oursins ou prismes d'oxalate de calcium, est tantôt homogène (Morelle, Berbéride), tantôt différencié en une couche collenchymateuse externe et une couche parenchymateuse interne (Aubépine, Capsique).

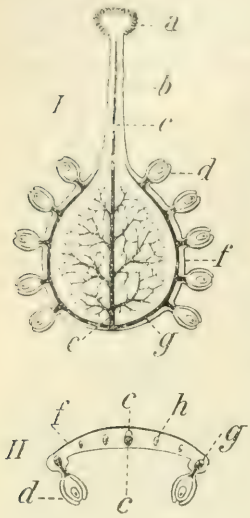


Fig. 1009 et 1010. — I, schéma du carpelle. — *a*, papilles stigmatiques; *b*, style; *cc*, faisceau médian, donnant de nombreux faisceaux latéraux; *d*, ovules droits; *f*, placenta; *g*, faisceau marginal ou placentaire. — II, coupe transversale. — *cc*, plan de symétrie; *h*, faisceaux latéraux (bois en noir).

Enfin les faisceaux libéroligneux comprennent un *faisceau principal et médian* (fig. 1009, *c*), ramifié latéralement en réseau (Lupin, Pois), et deux *faisceaux marginaux* ou *placentaires* (*g*), qui donnent une branche à chaque ovule. Les faisceaux placentaires adjacents sont ordinairement libres dans les carpelles isolés (Haricot), et souvent unis en un cordon unique dans les pistils gamocarpelles.

La figure 940 montre la formation successive des faisceaux carpellaires médians (*3*, *i*) de la Forsythie, des faisceaux carpellaires latéraux (*5*, *o*), enfin des faisceaux marginaux ou placentaires (*7*, *s*). Ces derniers donnent des branches aux ovules (*8*, *s'*); plus haut (*9*, *10*), ils s'atrophient et enfin disparaissent. Seuls, les faisceaux médians (*10*, *i*), se continuent dans le style.

Le bois des faisceaux est, comme dans toute feuille, placé intérieurement au liber (fig. 1009, II). Toutefois, dans les pistils gamocarpelles à placentation axile, par suite du repoloiement des bords carpellaires, l'orientation des faisceaux placentaires peut devenir plus ou moins complètement inverse de celle du faisceau médian (fig. 1011, *d*), le bois des faisceaux de la paroi ovarienne regardant celui des faisceaux de la colonne placentaire axile (Tulipe, Impatiente). En outre, on constate fréquemment que le liber tend à devenir plus ou moins enveloppant (fig. 940, *7*, *s*), particularité que présentent d'ailleurs aussi les faisceaux libéroligneux du réceptacle.

Nature du placenta central des Primulacées. — Chez les

Primulacées (fig. 1011, II), ce sont, non les bords carpellaires, mais bien les faces internes et basilaires des cinq carpelles, qui sont ovulifères (p. 817) : elles émettent à cet effet cinq talons, qui, unis en tête au centre de l'ovaire, constituent le gros *placenta central* des Primulacées (*d*), qui semble être le prolongement direct du pédicelle.

L'équivalence de ce dispositif avec un placenta axile normal résulte notamment de la disposition inverse des faisceaux dans le placenta central (*d*) et dans la paroi (*c*) de l'ovaire, les

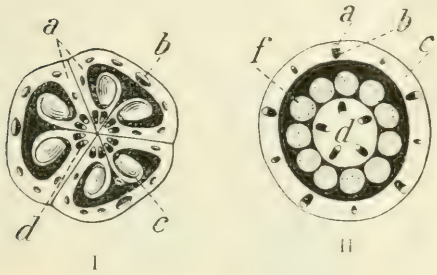


Fig. 1011.

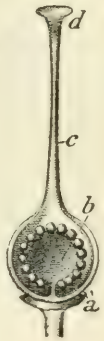


Fig. 1012.

Fig. 1011. — I, coupe transversale de l'ovaire de la Jacinthe (*Hyacinthus orientalis*). — *a*, cloisons doubles ; *b*, faisceau carpellaire médian ; *c*, ovules anatropes ; *d*, faisceaux placentaires inverses. — II, coupe transversale de l'ovaire du Mouron (*Anagallis arvensis*, Primulacée). — *a*, liber ; *b*, bois ; *c*, paroi ovarienne ; *d*, placenta central avec cinq faisceaux inverses ; *f*, ovules.

Fig. 1012. — Pistil de Primevère. — *a*, réceptacle ; *b*, ovaire à placenta central ; *c*, style ; *d*, stigmate.

portions ligneuses des uns et des autres se trouvant, comme dans le cas précédent, directement en regard.

Si le placenta central représentait au contraire un simple prolongement du pédicelle, on y trouverait les faisceaux orientés normalement, comme dans ce dernier.

2° *Style*. — Le *style*, prolongement de la portion médiane des carpelles, ne renferme d'ordinaire dans son parenchyme qu'un seul faisceau vasculaire très grêle, prolongement du faisceau médian (fig. 1009, *c*).

3° *Stigmate*. — Quant au *stigmate*, tantôt aplati (Primevère, fig. 1012, *d*), tantôt arrondi (Lis ou ovoïde (Rosier), tantôt concave (Safran, fig. 435, *g*), sa surface est hérissée de *papilles* (fig. 1016, *f*), cylindriques ou renflées en massue, qui

lui donnent un aspect velouté, et qui parfois s'allongent en véritables poils.

On sait déjà que ces papilles stigmatiques laissent exsuder, au moment de la fécondation, un liquide nutritif visqueux, destiné à retenir le grain de pollen et à lui permettre de se développer en *tube pollinique* (fig. 1067), pour conduire jusqu'à l'ovule les gamètes mâles ou anthérozoïdes, en vue de la formation de l'œuf de la plante.

Ajoutons que des formations secondaires sont assez fréquentes dans les carpelles.

Tissu conducteur des carpelles. — Le tube pollinique est guidé dans sa marche depuis le stigmate jusqu'au micro-

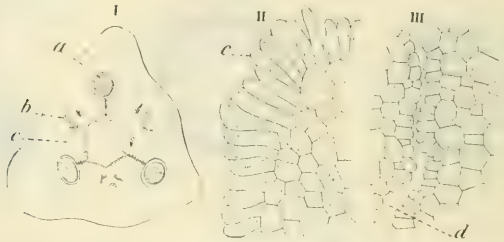


Fig. 1013 et 1014. — I, coupe transv. de l'ovaire de *Pittosporum sinense*; *a*, ovules; *b*, faisceaux vasculaires; *c*, paroi interne papilleuse, surtout vers les placentas. — II, *c*, papilles placentaires grossies. — III, coupe transv. du style de l'Azalée sous le stigmate; *d*, fente stylaire, limitée par l'épiderme conducteur (Capus).

pyle des ovules, par un tissu spécial, nommé *tissu conducteur*, qui résulte d'une différenciation locale du parenchyme des carpelles.

Dans l'ovaire, ce tissu se constitue le long des placentas (fig. 1013, *c*) ; il résulte de ce que l'épiderme, qui y est souvent papilleux (fig. 1013, II), ainsi qu'un nombre variable d'assises de cellules sous-jacentes, épaississent beaucoup leurs membranes (fig. 1015, I, *b*), tout en les amollissant, et en outre accumulent dans leur intérieur des principes nutritifs.

Dans cet état, les membranes se laissent dissocier sous la moindre pression, d'autant mieux que leur lame moyenne subit parfois une complète gélification (fig. 1015, II, *c*) ; les tubes polliniques cheminent alors dans le mucilage ainsi constitué, entre les éléments cellulaires plus ou moins disjoints, qui tout à la fois les guident et les nourrissent.

Le tissu conducteur ovarien se prolonge dans le style, sous forme d'un cordon parenchymateux central, quand le style est

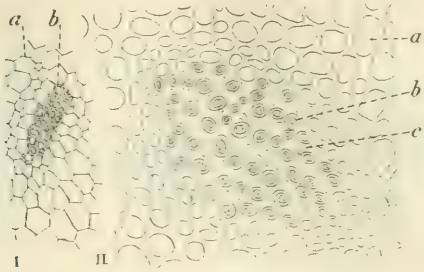


Fig. 1015. — I, partie de la coupe transversale du sommet de l'ovaire de l'Hélianthe (*Helianthus petiolaris*) ; *a*, parenchyme ovarien ; *b*, tissu conducteur plein, à membranes gélifiées. — II, coupe transversale du style de la Sauge (*Salvia scabiosæfolia*) ; *a*, parenchyme non gélifié ; *b*, files de cellules conductrices, disposées en séries radiales ; *c*, mucilage (Capus).

plein (fig. 1015, II), ou d'un simple revêtement intérieur.

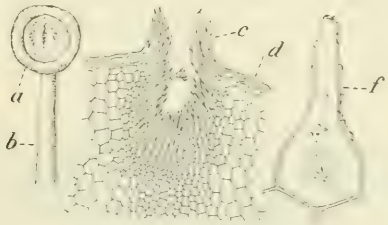


Fig. 1016. — *b*, style de *Grevillea* ; *a*, bourrelet stylaire terminal, vu de face, entourant le plateau stigmatique, couvert de pollen ; *d*, coupe du plateau ; *c*, papilles stigmatiques médianes, avec un grain de pollen en germination ; *f*, papille stigmatique de *Stylidium adnatum*, avec gouttelettes, d'apparence oléagineuse, à la surface (Capus).

quand il est creusé d'un canal (Pois, Azalée, fig. 1013, III).

Quant aux papilles stigmatiques (fig. 1016, *c*, *f*, et fig. 1067), elles ne sont pas autre chose que l'épanouissement terminal des éléments de ce même tissu.

2° **Ovules.** — La structure des ovules sera, en même temps que celle des sacs polliniques, l'objet d'un chapitre ultérieur spécial (p. 865).

CHAPITRE V

NATURE FOLIAIRE DE LA FLEUR

MÉTAMORPHOSES FLORALES

La nature foliaire des pièces florales est attestée par des faits nombreux, tirés, les uns de la morphologie de ces pièces, considérées sous leur forme normale ; d'autres, du passage gradué des pièces d'un verticille à celles des verticilles voisins ; d'autres enfin, de la transformation directe, totale ou partielle, des pièces d'un verticille en celles d'un verticille adjacent.

1° **Preuves morphologiques.** — En ce qui concerne le périanthe, non seulement la forme, mais la structure des sépales et des pétales (p. 793) sont manifestement celles des feuilles végétatives.

Les sépales renferment encore de la chlorophylle ; quant aux pétales, s'ils acquièrent d'autres pigments, il n'est pas très rare, quand les conditions ambiantes s'y prêtent, de les voir prendre, eux aussi, la teinte verte des feuilles ordinaires (Ophrys, Galanthe ou Perce-neige).

La structure des étamines (fig. 975) et des carpelles (fig. 1009) est aussi celle des feuilles (symétrie bilatérale) ; mais les carpelles sont d'ordinaire verts, tandis que les étamines manquent de pigment chlorophyllien.

2° **Transformation graduée.** — On peut constater le *passage graduel des bractées aux sépales* et de ces derniers *aux pétales* dans diverses fleurs, notamment celles du Camellia (fig. 1017) et de la Pivoine.

D'autre part, le *passage des feuilles végétatives aux brac-*

tées est des plus nets dans l'Hellébore, etc. : le long d'un rameau florifère de cette plante, les feuilles se simplifient,

Fig. 1017.

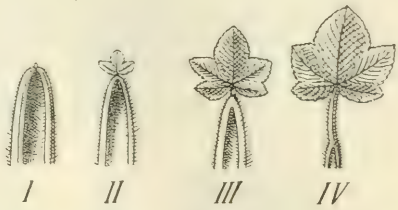


Fig. 1018.

Fig. 1017. — Bouton de Camellie (*Camellia*). — *a*, bractées, passant aux sépales (*b*) ; *c*, pétales.

Fig. 1018. — Passage progressif des écailles (I) aux feuilles (IV) du bourgeon du Groseillier.

à mesure qu'on s'élève, jusqu'à se réduire au limbe étroit des bractées.

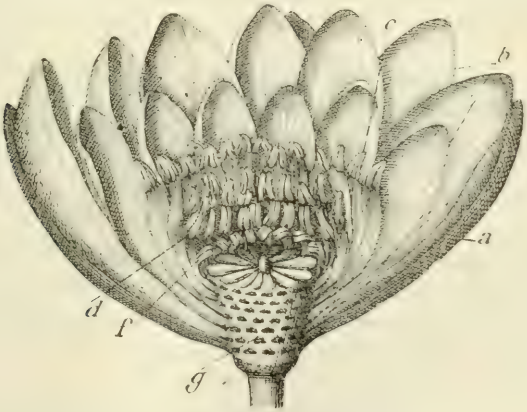


Fig. 1019. — Fleur de Nymphéa blanc (*Nymphæa alba*). — *a*, sépales ; *b*, pétales entiers ; *c*, pétales avec ébauche d'anthère ; *d*, étamines plus complètes ; *f*, étamines normales ; *g*, pistil avec son plateau stigmatique ; on voit la trace d'insertion des pétales et des étamines enlevés.

Quelque chose d'analogue existe dans divers bourgeons (Groseillier, fig. 1018), où les écailles protectrices, comparables aux bractées florales, couvrent des feuilles de plus en plus compliquées jusqu'au centre du bourgeon (p. 307).

La fleur spiralée du Nymphéa blanc (fig. 1019) permet

d'étudier la *transition des sépales aux pétales, et des pétales aux étamines*. Les quatre sépales (*a*), verts seulement sur leur face externe, se continuent par de nombreux pétales blancs (*b*), dont le limbe va en se rétrécissant, à mesure qu'on s'approche du pistil. Déjà les pétales les plus intérieurs portent à leur sommet les rudiments stériles de deux moitiés d'anthères (1020, *c*). Plus intérieurement, le limbe se trouve rétréci en véritable filet (*d*), supportant une anthère normale, ce qui

Fig. 1020. — Passage des pétales du Nymphéa blanc aux étamines. — *a*, sépale; *b*, pétales; *c*, pétales avec ébauche d'anthère; *d*, pétales plus rétrécis avec anthère plus développée; *f*, étamines normales.

conduit aux nombreuses étamines proprement dites de la fleur, serrées autour du pistil (fig. 1019, *f*).

Les étamines apparaissent nettement ici comme le produit de la métamorphose graduelle des pétales, ce qui établit leur nature foliaire.

3° **Transformation directe.** — La métamorphose florale directe est dite *progressive* ou *régressive*, selon que l'organe considéré revêt tératologiquement une forme propre aux pièces de l'un des verticilles suivants ou de l'un des verticilles précédents.

L'un et l'autre cas fournissent des arguments, relatifs à la nature foliaire des étamines et des carpelles.

Métamorphose progressive. — Dans la Renoncule, par exemple, les sépales peuvent s'accroître et se colorer en jaune, comme les pétales; les pétales de la même plante portent parfois latéralement des ovules, comme les carpelles.

Dans certaines fleurs de la Joubarbe des toits (*Sempervivum tectorum*), le sac pollinique externe de chaque moitié d'anthère, ou de l'une d'entre elles seulement, est remplacé

par une rangée d'ovules (fig. 1021, II, III), ce qui en fait des feuilles androgynes. Parfois, l'anthère offre la conforma-

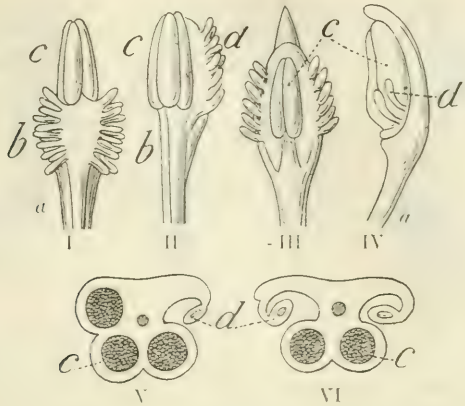


Fig. 1021 et 1022. — Etamines ovulifères de la Joubarbe (*Sempervivum tectorum*). — I, *a*, filet ; *b*, ovules sur le filet ; *c*, anthère. — II, *b*, filet normal ; *c*, anthère à trois sacs ; *d*, ovules remplaçant un sac pollinique. — V, coupe transversale. — III, *c*, anthère à 2 sacs. — VI, section transversale. — IV, l'étamine de profil.

tion ordinaire (I, *c*), et c'est le filet qui porte ces productions anomales (I, *b*).

Les étamines du Pavot produisent aussi parfois des ovules (fig. 1023), tout en étant pollinifères.

Ces exemples de métamorphose progressive ou *ascendante* ne peuvent que contribuer à faire considérer les sépales, pétales, étamines et carpelles, comme des organes de même nature.

Fig. 1023. — Etamine anormale de Pavot, portant un groupe d'ovules (*c*) ; *b*, anthère fertile ; *a*, filet.

Métamorphose régressive. — Inversement, les pièces florales, revenant en quelque sorte sur les transformations qu'ont réalisées les feuilles originelles au cours des âges, peuvent reprendre les caractères des pièces de l'un ou l'autre des verticilles plus extérieurs, soit *spontanément*, soit *par l'effet de la culture* : c'est alors la métamorphose régressive ou *descendante*.

Le pistil du Trèfle et du Cerisier, par exemple, se trouve remplacé parfois, dans certaines fleurs, par une petite feuille verte étalée (fig. 1024, I, *b*), tantôt nue, tantôt pourvue latéralement de lobes folia-

cés (III, *c*), qui correspondent aux ovules, et dans lesquels

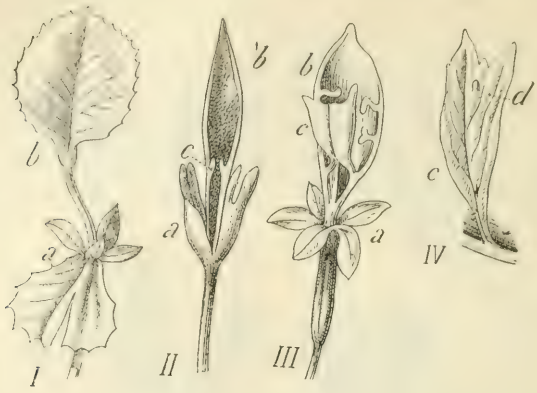


Fig. 1024. — I, Pistil monstrueux de Trèfle, remplacé par une feuille stérile (*b*); *a*, calice. — II, carpelle naturellement ouvert et élargi, portant deux ovules (*c*); *a*, calice. — III, *b*, carpelle ouvert, portant deux ovules (*c*), étalés en folioles, et trois ovules atrophiés. — IV, un de ces ovules foliacés, portant un rudiment de nucelle (*d*) (Caspary).

le nucelle n'est plus représenté que par un simple petit mamelon (IV, *d*).

Fig. 1025 et 1026. — *A*, Rose de Chien (*Rosa canina*), sauvage; *a*, stipules, en partie connées au pétiole; *b*, folioles; *c*, sépales laciniés. — *B*, Rose cultivée; *d*, nombreux pétales.

Dans un grand nombre de plantes, les étamines, et parfois même les carpelles (Camellia, ...), reprennent avec la plus

grande facilité leur forme ancienne de pétales, sous l'influence d'une culture appropriée, en terre riche. La stimulation de nutrition, qui résulte de ces conditions spéciales, donne lieu précisément aux *fleurs doubles* des horticulteurs.

La pétalisation des organes sexuels est surtout frappante dans les espèces polyandres, comme le Rosier (fig. 1025), le Camellia, la Renoncule, l'Anémone, etc., chez lesquelles bon nombre d'étamines peuvent se métamorphoser par la culture en pétales supplémentaires; mais elle a pu être réalisée aussi dans le Lis, l'Œillet, le Galanthe ou Perce-neige, etc., genres simplement diplostémones.

Dans la Rose cultivée (fig. 1027), on voit nettement, entre

Fig. 1027. — Passage des étamines aux pétales dans une Rose cultivée. — *a*, pétale normal; *b*, *c*, pétales plus intérieurs avec demi-anthère; *d*, *f*, étamines normales.

les nombreuses étamines (*f*), restées intactes au bord de la coupe réceptaculaire, et les pétales (*a*), tous les stades de la transformation, savoir : des étamines encore pourvues de leur anthère, mais déjà élargies au niveau de cette dernière et prolongées en une petite lame rose; puis des étamines pétalisées d'un côté (*c*), pourvues encore d'une moitié d'anthère de l'autre; enfin de petits pétales avec rudiments seulement de sacs polliniques (*b*). La fleur de l'Eglantine ou Rose primitive n'offre au contraire, en dedans de ses cinq pétales, que des étamines intactes.

Les mêmes stades de régression s'observent facilement aussi sur les dix étamines des Œillets doubles (fig. 1028), en particulier les variétés blanches.

Quant aux carpelles du Rosier et de l'Œillet, ils restent intacts, comme les étamines intérieures.

Dans la Pivoine double, toutes les étamines indistinctement peuvent être pétalisées; par contre, les carpelles ne le sont que dans la région stylaire, qui offre l'aspect d'une lame rouge.

Dans certains Bégonias (*Begonia erecta*), les nombreux ovules que

portent les trois placentas axiles sont parfois remplacés par autant de languettes, d'environ un demi-centimètre de longueur, de même nuance que le périanthe, et leur expansion rapide dans l'ovaire va jusqu'à provoquer l'éclatement des trois loges. Ces languettes, qui offrent la structure des pétales, portent quelquefois sur leur rétrécissement basilaire des ovules bien conformés.

L'alimentation plus copieuse de la plante a donc provoqué, chez ces plantes, la métamorphose régressive des ovules, soit en lames tout à fait pétaloïdes, soit simplement en lames ovulifères.

Fig. 1028. — Passage des étamines aux pétales dans un Œillet double. — *a*, pétale; *b*, pétale plus intérieur; *c*, *d*, *id.*, avec demi-anthère; *f*, étamine normale.

Le doublement cultural complet, c'est-à-dire portant sur l'androcée et le gynécée entiers, frappe la plante de stérilité, et il n'est plus possible alors de la reproduire autrement que par voie de multiplication végétative, telle que bouturage, etc.

Origine réceptaculaire des pétales des fleurs doubles. — Remarquons que, dans les fleurs doubles, les pétales supplémentaires ne proviennent pas toujours exclusivement de la régression des étamines ou des carpelles.

La nutrition plus active de la plante cultivée est corrélative, en effet, d'une production directe de nouveaux pétales sur le réceptacle même, entre la corolle et l'androcée, exactement comme le nombre des folioles des feuilles composées peut augmenter en pareil cas (p. 316) ; c'est ce qui a lieu par exemple dans le Rosier et dans l'Œillet.

Dans cette dernière plante, la fleur, pourvue seulement de dix étamines, ne peut avoir de ce chef, en doublant, que dix pétales supplémentaires, soit quinze en tout. Or, les Œillets doubles en offrent un nombre beaucoup plus considérable, même quand toutes leurs étamines ne sont pas encore pétalisées.

CHAPITRE VI

DIAGRAMMES FLORAUX

Définition. — L'étude morphologique de la fleur se résume d'ordinaire dans un symbole, dit *diagramme* (fig. 1030), qui

Fig. 1029.

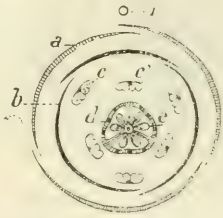


Fig. 1029 *bis*.

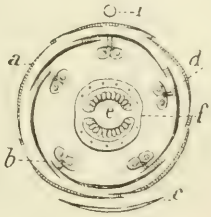


Fig. 1030.

Fig. 1029. — Inflorescence du Lis ; *a*, bractées.

Fig. 1029 *bis*. — Diagramme de la fleur du Lis. — *i*, axe qui porte la fleur ; *a*, sépales ; *b*, pétales ; *c*, *c'*, les deux verticilles d'étamines ; *d*, pistil tricarpellé ; *e*, ovules sur les placentas axiles.

Fig. 1030. — Diagramme de la fleur de Morelle tubéreuse ou Pomme de terre. — *i*, axe qui porte la fleur ; *a*, calice gamosépale, à préfloraison quinconciale ; *b*, corolle à préfloraison tordue ; *c*, bractée mère ; *d*, étamines concrescentes avec la corolle ; *f*, pistil ; *e*, placenta axile couvert d'ovules.

n'est autre chose qu'une figuration de la section transversale de ses divers verticilles.

Le diagramme renseigne commodément et rapidement sur

le nombre des verticilles floraux et de leurs pièces composantes, ainsi que sur leurs rapports de position.

La concrescence des pièces de chacun des trois premiers verticilles se représente par des arcs de jonction entre les sépales, les pétales et les étamines (fig. 1030) : celle des verticilles entre eux, par des lignes rayonnantes, allant de l'un à l'autre (fig. 1030, *d*). Quant à la concrescence des carpelles, elle est figurée selon la réalité.

Un cercle, tracé au-dessus du diagramme (fig. 1031, *a*),

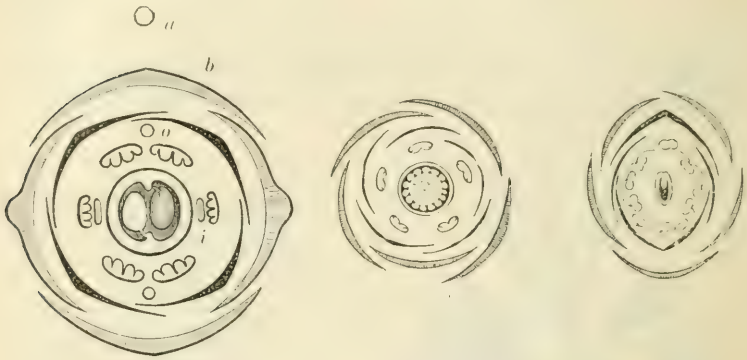


Fig. 1031. Fig. 1032. Fig. 1033.

Fig. 1031. — Diagramme de la Giroflée. — *a*, axe qui porte la fleur ; *b*, sépale postérieur ; *c*, sépale latéral, renflé à la base ; *i*, nectaires placés à la base des courtes étamines ; *o*, nectaires, voisins des deux groupes de longues étamines ; au centre, pistil à deux carpelles, à deux placentas latéraux, et encore uniloculaire.

Fig. 1032. — Diagramme d'une fleur de Mouron (*Anagallis*, Primulacée). — On voit les cinq étamines oppositipétales, et le placenta central de l'ovaire.

Fig. 1033. — Diagramme d'une fleur de Papilionacée. — En noir, corolle papilionacée, à préfloraison vexillaire ; l'étamine supérieure seule est libre ; les neuf autres sont concrescentes par les filets ; au centre, pistil unicarpellé, à placenta axile, et symétrique par rapport au plan médian.

représente le rameau qui porte le pédicelle floral, et correspond par suite au *côté postérieur* ou *supérieur* de la fleur.

Enfin, l'arc de cercle, figuré en dessous (fig. 1030, *c*), correspond à la bractée mère, laquelle fait face au *côté antérieur* ou *inférieur* de la fleur.

Les nectaires, s'il y en a, sont figurés par un petit cercle ombré (fig. 1031, *i*, *o* et 704 *bis*, *f*, *g*).

Chaque diagramme se complète d'une *formule florale*. On écrira, par exemple, de la manière suivante celle du Lis et celle de la Morelle tubéreuse ou Pomme de terre, en mettant entre crochets les verticilles à pièces concrescentes :

$$F\,(Lis) = 3S + 3P + 3E + 3E' + [3C].$$
$$F\,(Morelle\ tubéreuse) = [5S] + [5P] + 5E + [2C].$$

Dans la formule du Lis, E et E' représentent les étamines des deux verticilles trimères alternes (fig. 1029 *bis*, *e* et *e'*).

Symétrie générale de la fleur. — Le diagramme floral fait ressortir aussi la symétrie générale de la fleur.

1° *Fleurs actinomorphes.* — La fleur entière est dite *régulière* ou *actinomorphe*, lorsque tous ses verticilles, quel que soit d'ailleurs le nombre de leurs pièces constitutives, sont symétriques par rapport à l'axe.

Tel est le cas du Lis (fig. 1029), avec cinq verticilles trimères réguliers ; de la Primevère et du Mouron (fig. 1032), avec quatre verticilles pentamères; de la Giroflée (fig. 1031), avec deux verticilles extérieurs tétramères, le verticille staminal hexamère et le pistil dimère.

2° *Fleurs zygomorphes.* — La fleur est au contraire dite *irrégulière* ou *zygomorphe*, lorsque tout au moins l'un de ses verticilles cesse d'être symétrique par rapport à l'axe.

On a des exemples de zygomorphie dans le Haricot et le Pois (fig. 1033), où l'irrégularité vient à la fois du pistil, qui est unicarpellé, et de la corolle, qui est papilionacée (fig. 930) ; ces deux verticilles sont en effet symétriques seulement par rapport au plan médian antéro-postérieur, et non plus par rapport à l'axe.

Dans les Labiées (fig. 932), l'irrégularité est due à la corolle bilabiée et à l'androcée didyname, verticilles symétriques seulement par rapport au plan médian de la fleur; dans la Carotte, la zygomorphie provient de l'inégalité des pétales.

Les fleurs zygomorphes sont le plus ordinairement symétriques par rapport au *plan médian antéro-postérieur* (Haricot) ; mais la zygomorphie peut aussi être *transverse*, ou *oblique* (diverses Solanées).

Il arrive même qu'il n'y ait aucun plan de symétrie commun à l'ensemble des verticilles floraux : la fleur est alors dite *asymétrique*.

SECTION II

DÉVELOPPEMENT DES CELLULES SEXUELLES ET FORMATION DES OEUFS

Revenons maintenant à la destinée spéciale des étamines et des carpelles, savoir : l'*élaboration des cellules génératrices* ou *gamètes*, et par suite *des œufs* de la plante.

CHAPITRE PREMIER

STRUCTURE DE L'ANTHÈRE ET DÉVELOPPEMENT DU POLLEN

Définition. — Il convient d'étudier ici successivement :

1° Le développement des sacs polliniques, ou microdiodanges, et des grains de pollen, ou microdiodes, en particu-

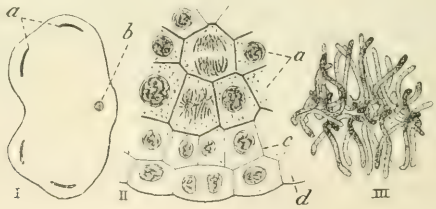


Fig. 1034. — I, coupe d'une jeune anthère de Lis Martagon ; *a*, cellules mères primordiales du pollen ; *b*, faisceau libéroligneux (gr. : 40). — II, coupe d'une des proéminences ; *d*, épiderme ; *c*, paroi (actuellement une seule assise) du futur sac pollinique ; *a*, cellules mères primordiales en voie de division (gr. : 200). — III, noyau en division, grossi, montrant ses 24 chromosomes, orientés en plaque nucléaire (gr. : 600) (Guignard).

lier dans le Lis Martagon, cette plante ayant été sous ce rapport l'objet de nombreuses recherches spéciales ;

2° La structure de l'anthère mûre ;

3° La déhiscence de l'anthère et son mécanisme ;
4° La germination du grain de pollen.

1. — Développement des sacs polliniques. — Lorsque l'anthère très jeune du Lis, encore incluse dans le bouton floral, offre sur sa face interne la première ébauche des quatre futurs sacs polliniques, sous la forme de quatre proéminences longitudinales à peine marquées (fig. 1034, I), elle ne renferme, avec le faisceau libéroligneux (*b*), qu'un *parenchyme homogène*, limité par un épiderme à membranes minces et cellulosiques.

L'étude histologique d'anthères de plus en plus âgées montre que c'est la partie de l'*assise sous-épidermique*, située le long des futurs sacs, qui est le siège des développements qui donnent lieu à ces derniers.

Les cellules de cette assise s'allongent d'abord radialement, puis se subdivisent chacune en deux par une cloison tangentielle (fig. 1034, II). Des deux assises ainsi constituées, l'extérieure (*c*) formera la *paroi* parenchymateuse des sacs polliniques, sous l'épiderme correspondant : l'autre donnera naissance aux *cellules mères* (*a*) des microdiodes ou grains de pollen.

Considérons successivement l'évolution de ces deux assises.

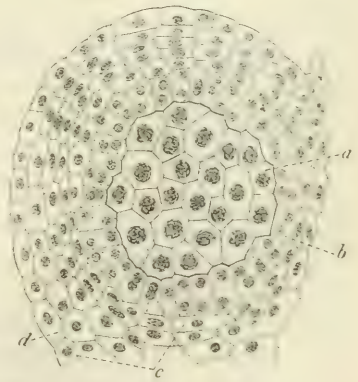


Fig. 1035. — Coupe transversale d'un sac pollinique jeune de Lis, dont tous les éléments sont formés. — *a*, cellules mères polliniques ; *b*, assise nourricière ou tapis ; *c*, paroi du sac ; *d*, épiderme (gr. : 125) (Guignard).

1° Formation de la paroi intérieure des sacs polliniques. — Pour former la paroi des sacs polliniques, sous-jacente à l'épiderme de la face intérieure de l'anthère, l'assise actuellement sous-épidermique (*c*) se cloisonne à plusieurs reprises en direction tangentielle, de manière à constituer en définitive, dans le Lis Martagon, cinq assises (fig. 1035, *cb*), nées dans l'ordre centrifuge.

A mesure que s'opère leur extension dans le sens tangen-

tiel, ces assises se cloisonnent à leur tour radialement et horizontalement, ce qui augmente peu à peu le nombre des cellules dans chacune d'elles.

De ces cinq assises, les quatre extérieures (*c*) sont formées d'éléments tabulaires, aplatis tangentiellement.

Dans la cinquième (fig. 1035, *b*), qui confine aux cellules mères des grains de pollen (*a*), les cellules sont au contraire allongées radialement; de bonne heure, leur contenu protoplasmique, de teinte jaunâtre, devient très abondant; en outre, elles renferment deux noyaux. Cette assise intérieure est qualifiée d'*assise nourricière*, parce qu'en effet elle est résorbée

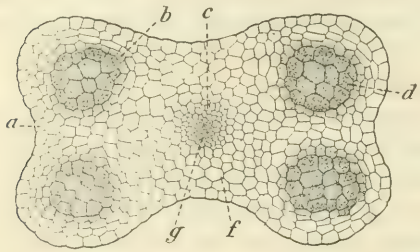


Fig. 1036.

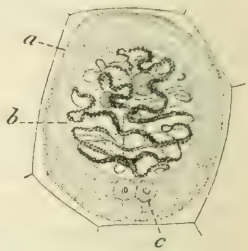


Fig. 1037.

Fig. 1036. — Coupe transversale d'une jeune anthère d'Iris (*Iris pumila*). — *a*, épiderme; *b*, assise des cellules nourricières; *c*, liber; *g*, bois; *d*, cellules mères du pollen; *f*, connectif (gr. : 400) (Engler).

Fig. 1037. — Cellule mère définitive du pollen du Lis, peu avant la division en tétrade; l'épaisseur de la membrane n'est pas représentée. — *a*, protoplasme; *b*, noyau à deux nucléoles; *c*, sphères directrices (gr. : 500) (Guignard).

plus tard par les cellules mères, pour subvenir au développement des grains de pollen.

Il faut remarquer que ce n'est pas seulement sur la face intérieure du groupe des cellules mères, mais bien tout autour, que les cellules adjacentes prennent ces caractères des cellules jaunes; autrement dit, c'est une assise nourricière continue qui enveloppe les cellules mères (fig. 1036, *b*).

La résorption atteindra de même les assises de paroi, extérieures à l'assise nourricière, sauf pourtant l'assise immédiatement sous-épidermique (fig. 1049, *b*), dont le rôle sera d'assurer la déhiscence de l'anthère mûre.

Toutefois, dans les plantes où l'épiderme est ainsi séparé de l'assise nourricière par plus de deux assises de cellules (Iris Faux-Acore, Digitale), deux assises sous-épidermiques, et même un plus grand nombre (fig. 1043, *b*), peuvent subsister;

au contraire, chez celles beaucoup plus répandues où il n'y a en tout que deux assises, l'une d'elles se résorbe, comme l'assise des cellules nourricières, et c'est l'unique assise sous-épidermique restante, qui se différencie en *assise de déhiscence*.

Le parenchyme dont il vient d'être parlé accroît rapidement, déjà dans le bouton (fig. 917, *a*), le relief des quatre émergences longitudinales de l'anthère.

2° Formation des cellules mères. — Pour former les microdiodes ou grains de pollen, les cellules de l'assise intérieure, dites *cellules mères primordiales* (fig. 1034, *a*), se cloisonnent d'abord activement, de manière à constituer, au lieu de quatre lames, *quatre massifs longitudinaux* de cellules (fig. 1036, *d*), qui se distinguent très vite des cellules avoisinantes par l'épaisseur et l'aspect brillant de leurs membranes (fig. 1042, *b*), par l'abondance de leur protoplasme et par l'énorme développement de leur noyau : ce sont là les *cellules mères définitives du pollen* (fig. 1037).

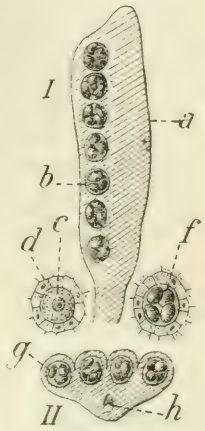


Fig. 1038. — Anthère de Xylopia (Anonacée). — I, coupe longitudinale : *a*, paroi externe de l'anthère ; *b*, cellules mères du pollen isolées, avec leurs quatre grains de pollen ; *c*, cellule mère avant la division ; *d*, parenchyme ; *f*, la tétrade de grains de pollen. — II, section transversale, montrant quatre tétrades (*g*) ; *h*, faisceau nourricier (Lecomte).

Les cloisonnements qui leur donnent naissance sont généralement achevés, quand l'assise nourricière se différencie autour des quatre massifs.

Dans certaines plantes, les cellules mères définitives ne constituent qu'*une simple assise ;* elles peuvent même se réduire à *une simple file longitudinale*.

Dans ce dernier cas, ou bien toutes les cellules de la file sont génératrices de pollen, ce qui est le cas ordinaire, ou bien certaines seulement d'entre elles en produisent, les autres étant de simples cellules de parenchyme. Ce dernier cas (fig. 1038), le plus simple de tous, dans lequel les cellules mères du pollen (I, *b*) sont isolées, est réalisé notamment chez certaines Anonacées (Xylopia,...).

Au cours de la division des noyaux (fig. 1034, III), on constate que, dans le Lis, le nombre des chromosomes de chaque noyau est régulièrement de 24 ; dans les noyaux au

repos, ces chromosomes sont unis bout à bout en un filament réticulé unique.

Les cellules mères définitives ne tardent pas à augmenter beaucoup de volume, et c'est à la faveur de leur grande taille qu'il a été possible, à l'aide de colorants appropriés, de suivre dans tout le détail les transformations dont elles sont ultérieurement l'objet. Les deux sphères directrices, en particulier (fig. 1037, *c*), qui orientent, comme l'on sait, la division du noyau, peuvent être nettement mises en évidence par le mélange de fuchsine et de vert de méthyle ou de vert d'iode, agissant sur des matériaux fixés par l'alcool : leur centrosome granuleux apparaît en rose vif, leur zone hyaline périphérique en rose pâle seulement, comme le protoplasme ambiant.

Le noyau, lui, fixe énergiquement le colorant vert.

3° **Formation des grains de pollen.** — Chaque cellule mère se divise ensuite en quatre cellules filles, et ces dernières,

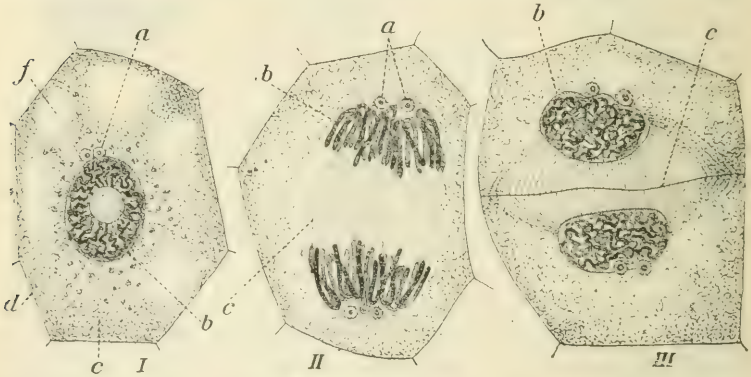


Fig. 1039 à 1041. — Première bipartition de la cellule mère d'un grain de pollen de Monocotylédone. — I, cellule mère encore simple : la lame interne de la membrane est seule représentée : *a*, sphères attractives ; *b*, noyau ; *c*, protoplasme ; *d*, membrane cellulosique ; *f*, vésicules à suc. — II, *b*, les douze anses (Lis) des deux nouveaux noyaux ; *c*, filaments du fuseau kinoplasmique ; *a*, sphère dédoublée. — III, *b*, les deux noyaux constitués ; *c*, membrane cellulosique en voie de formation (gr. 400).

une fois dissociées et différenciées, constitueront autant de grains de pollen ou microdiodes.

Cette division en tétrade s'opère de deux manières.

1° Dans le Lis et la généralité des Monocotylédones, sauf les Orchidées, le noyau de la cellule mère se divise d'abord en deux (fig. 1039) : après

quoi, une cloison cellulosique s'établit perpendiculairement à la ligne des centres des deux noyaux. Chacun de ces derniers se divise ensuite une seconde fois, la division s'opérant, tantôt dans le même plan, tantôt dans deux directions rectangulaires (Lis), et deux nouvelles cloisons s'établissent, délimitant la tétrade de cellules filles ou grains de pollen.

La multiplication du noyau et le cloisonnement cellulaire sont, en un mot, chez ces plantes, *successifs*.

2° Chez les Dicotylédones en général, ainsi que chez les Orchidées, le noyau de la cellule mère se divise à deux reprises différentes pour donner directement les quatre noyaux, groupés d'ordinaire en tétraèdre (fig. 1042, *1*); après quoi s'établissent simultanément entre ces noyaux des cloisons cellulosiques (2).

La division du noyau, comme le cloisonnement cellulaire, sont ici *simultanés*.

Réduction du nombre des chromosomes. — La première bipartition du noyau des cellules mères polliniques définitives permet de constater qu'un changement important est survenu dans la composition de cet organite.

En effet, dans le Lis, la Fritillaire, etc., au lieu des 24 chromosomes qui caractérisent les cellules mères primordiales en division (fig. 1034), ainsi que la généralité des cellules somatiques ou végétatives de ces plantes, les noyaux des cellules mères définitives en voie de division n'en renferment plus que douze (fig. 72), il est vrai plus épais et pourvus chacun d'une double rangée de granulations de nucléine.

Fig. 1042. — *1*, *a*, tétrade de grains de pollen de la Capucine (*Tropæolum majus*), en voie de formation, dans la cellule mère (*b*) : *2*, *3*, les grains se séparent ; *c*, grains libres dans la cellule mère (gr. : 500).

Cette *réduction de moitié* du nombre des segments chromatiques est liée à la sexualité, c'est-à-dire aux transformations d'ordre intime, qui, d'un noyau jusque-là neutre, font un noyau générateur mâle, et ce nombre réduit se maintient ensuite fixe, comme l'on verra, dans toutes les divisions ultérieures.

Disons tout de suite que les choses se passent d'une manière analogue pour le noyau de la cellule génératrice femelle primordiale ou cellule mère d'endosperme, ou macrodiode ; en sorte que lors de la formation de l'œuf, ce sont deux noyaux polarisés, pourvus seulement de la moitié du nombre normal de chromosomes (12 : Lis, Fritillaire ; 8 : Alstrœmère ; 16 : Orchis, Cypripède), qui se fusionnent, de manière à reconstituer le noyau végétatif normal à 24 segments (Lis,...), 16 segments (Alstrœmère), etc.

4° **Formation des sacs polliniques.** — La dissociation qui transforme les cellules filles, jusque-là intimement unies, en grains de pollen s'opère par gélification de la couche moyenne des membranes, d'une part dans la paroi des cellules mères, d'autre part dans celle des cellules filles : par là même prennent naissance les *sacs polliniques*. Il ne reste plus, une fois cette dissociation achevée, qu'une mince couche cellulosique, bleuissable par le chlorure de zinc iodé, autour du corps protoplasmique des grains de pollen.

Selon les plantes, la dissociation des cellules mères est plus ou moins précoce.

Chez la plupart des Monocotylédones, elle est déjà effectuée, alors que les tétrades de cellules filles incluses ne sont pas encore ébauchées.

Chez les Dicotylédones, les cellules mères restent au contraire intimement unies et par suite polyédriques, jusqu'à la constitution des cellules filles incluses (fig. 1042) ; après quoi seulement, la gélification désagrège simultanément la paroi des cellules mères et des cellules filles.

La gelée granuleuse ternaire, riche en principes pectiques, qui résulte de cette dissociation, est ensuite résorbée peu à peu par les jeunes grains de pollen, au cours de leur maturation.

Pendant que s'effectuent ces phénomènes, l'assise des cellules jaunes ou assise nourricière subit à son tour la résorption, et il en est de même des assises plus extérieures de parenchyme, moins l'assise externe (parfois plusieurs assises), directement appliquée contre l'épiderme. Cette désorganisation donne aux sacs polliniques leur dernière extension, et ici encore le tissu gélifié sert d'aliment aux grains de pollen, qui finissent par devenir libres dans les sacs agrandis.

2. — Structure de l'anthère mûre. — D'après tout ce qui précède, la structure de l'anthère mûre, prête à s'ouvrir, est la suivante (fig. 1043).

1° L'organe tout entier est recouvert d'un *épiderme* continu, peu stomatifère (*a*).

2° Au-dessous vient une assise, parfois plusieurs (*b*), de cellules, qui se laissent reconnaître au premier examen par leur absence de contenu et par leur membrane pourvue d'épaississements lignifiés en manière de bandes, inégalement distribués, comme l'on verra, sur leurs diverses faces. Dans le jeune âge, le protoplasme de ces éléments est au contraire

abondamment pourvu de grains d'amidon, et leur membrane est mince et cellulosique : or, c'est aux dépens de ce contenu que se constituent, par une sorte de fonte du corps proto-

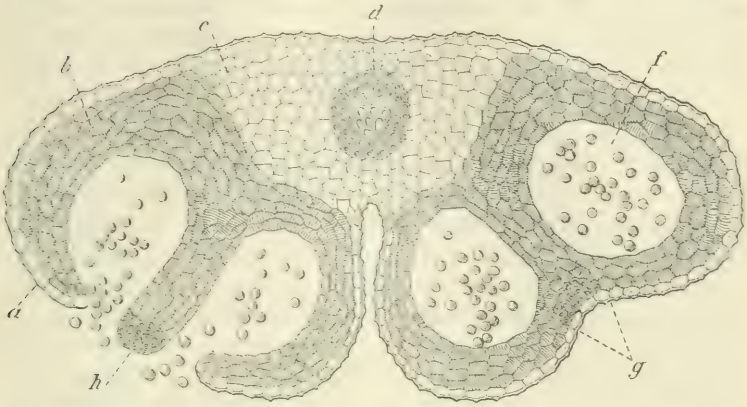


Fig. 1043. — Coupe transversale de l'anthère d'Iris (*Iris sibirica*), avec les deux sacs de gauche ouverts. — *a*, épiderme ; *b*, tissu à bandes lignifiées ; *c*, parenchyme mince ; *d*, faisceau libéroligneux et sclérenchyme ; *f*, sac pollinique ; *g*, zone où se produisent les deux sillons de déhiscence ; *h*, sclérenchyme intermédiaire.

plasmique tout entier, les épaississements lignifiés, la cellule perdant peu à peu sa vitalité, jusqu'à devenir entièrement

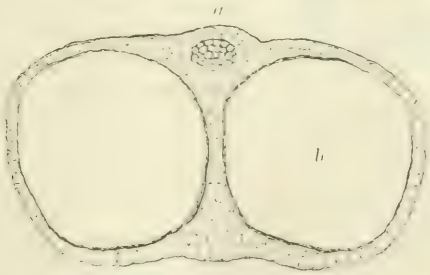


Fig. 1044. — Coupe transversale d'une anthère de Sapin. — *a*, faisceau nourricier, essentiellement libérien, du connectif ; *b*, les deux sacs polliniques.

inerte. C'est là l'*assise à bandes lignifiées* ou *assise de déhiscence*, qui provoque l'ouverture de l'anthère ; on y reviendra.

3° La paroi constituée par les précédentes assises limite les *sacs* remplis de *pollen*. Ceux-ci sont séparés l'un de l'autre dans chaque moitié d'anthère par une cloison parenchymateuse plus ou moins développée (*h*), qui ne manque que lorsque les sillons longitudinaux superficiels, plus profonds, vont direc-

tement prendre contact avec le parenchyme du connectif (fig. 1045, III).

4° Enfin, unissant les deux doubles sacs polliniques entre eux, le *parenchyme du connectif* (*c*) avec le faisceau libéroligneux (*d* et fig. 1044, *a*) : son assise sous-épidermique (parfois d'autres encore : Iris) est fréquemment épaissie et lignifiée.

Assises de déhiscence. — Les cellules de déhiscence des anthères forment fréquemment une assise unique (Mauve, Hélianthe, Bourrache, Lychnis, Ancolie, Géranium, fig. 1049, *b*) : on trouve deux assises dans la Jusquiame, le Richardia ; deux ou trois, dans la Digitale ; trois, dans l'Iris Faux-Acore ; etc. L'étendue de ces assises est d'ailleurs très variable, selon les plantes et le mode de déhiscence.

1° Dans le cas de la *déhiscence longitudinale* (fig. 1045, I-III), les cellules lignifiées peuvent former une simple bande, le long et dans le voisinage immédiat des fentes de déhiscence, comme dans diverses plantes parasites (Rhinanthe, Lathrée, Orobanche).

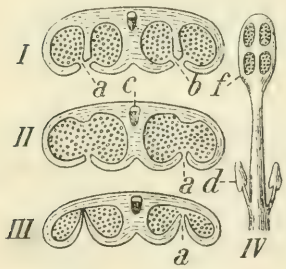


Fig. 1045. — Déhiscence des anthères. — I, quatre fentes (*a*, *b*). — II, deux fentes (*a*) ; *c*, faisceau libéroligneux. — III, quatre fentes, rapprochées deux à deux (*a*). — IV, étamine nectarifère de Cannellier ; *f*, valvules ; *d*, nectaires.

Mais le plus souvent, elles entourent entièrement les sacs polliniques, par conséquent aussi la cloison, si elle existe (fig. 1043), sauf le long même des sillons de déhiscence, où elles sont remplacées par des cellules molles, qu'une faible traction suffira à dissocier (fig. 1049, II, *h*). Parfois cependant les cellules sont lignifiées même dans cette dernière région ; mais alors elles y restent plus petites et moins intimement unies (fig. 1043, *h*).

Il n'est pas rare que le parenchyme du connectif acquière, lui aussi, les épaississements lignifiés, caractéristiques des cellules de déhiscence, et renforce l'anthère de ce côté : c'est ce que l'on observe, pour un plus ou moins grand nombre d'assises, dans l'Iris, le Colchique, etc.

Dans le Richardia, au contraire, le parenchyme connectival, très abondant, reste entièrement mou ; il en est de même dans le Sapin (fig. 1044).

2° Quand la *déhiscence* est *poricide* (fig. 967), les cellules lignifiées ne se différencient qu'autour des pores, et ces derniers se constituent au moment de la déhiscence à la manière de fentes courtes. Dans la Morelle tubéreuse ou Pomme de terre, les cellules lignifiées forment au sommet de l'anthère une assise interrompue seulement en face de la cloison séparatrice des sacs polliniques, et cette assise se continue avec le parenchyme du connectif, lui-même presque entièrement lignifié ; dans le Maïs, l'assise sous-épidermique de l'anthère est formée de grandes cellules à

paroi mince, excepté autour des pores terminaux, où elles sont plus petites et pourvues d'épaississements, ces derniers plus développés en dedans.

Il peut arriver cependant, comme dans le Richardia, que les cellules à bandes lignifiées existent tout le long de l'anthère, et que cependant la déhiscence soit simplement poricide. Cela tient alors à ce que, partout ailleurs qu'au niveau des pores, les cellules lignifiées offrent une conformation semblable sur leurs faces externes et internes, et de plus qu'elles existent même en face des cloisons séparatrices des sacs; tandis qu'autour des pores, les épaississements sont plus nombreux vers l'intérieur des cellules, et à la place même où ils doivent s'ouvrir se trouve un parenchyme mou, peu résistant.

3° Dans la *déhiscence valvulaire* (Laurier, Cannellier, fig. 1045, IV), c'est seulement dans la paroi des valves que se différencient les cellules à bandes lignifiées.

Par exception, les *cellules de déhiscence manquent* entièrement dans certaines Ericacées (Bruyère, Azalée, Rhododendron). C'est alors par résorption locale des éléments de la paroi, que se constitue un orifice, latéralement dans la Bruyère (fig. 1046), à l'extrémité libre dans les deux autres genres, et la déhiscence devient *poricide par résorption*, et non plus, comme dans les autres cas, poricide par éclatement de la paroi.

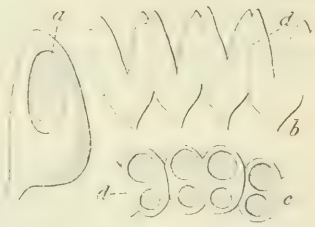


Fig. 1046. — Étamines de Bruyère (*Erica cinerea*). — *a*, pore latéral d'une anthère; *b*, anthères encore unies; *d*, lignes suivant lesquelles elles se séparent; *c*, section transversale de la figure précédente (Leclerc du Sablon).

3. — Déhiscence de l'anthère. — Pour se rendre compte du mécanisme de la déhiscence, il est nécessaire de connaître la *répartition des épaississements* dans les cellules de l'assise lignifiée, ou *assise de déhiscence*.

1° Répartition des épaississements. — Les épaississements lignifiés sont prédominants, tantôt sur la face interne des cellules, tantôt sur leur face externe. Dans le premier cas (fig. 1049, II), la face extérieure, restée mince et cellulosique, et par suite plus imbibée d'eau, se raccourcit davantage par la dessiccation, au cours de la maturation de l'anthère, que la face interne, qui est plus ou moins entièrement épaissie et lignifiée; c'est l'inverse qui a lieu dans le second cas (I).

De ces *inégalités de raccourcissement* résultent des *tractions*, qui provoquent la déchirure des sacs polliniques.

a Le plus souvent les épaississements sont *prédominants sur la face interne*. Voici, à cet égard, quelques dispositions typiques.

Dans le Lychnis (fig. 1047), les épaississements revêtent la forme d'U, disposés verticalement et parallèlement, le long des faces intérieure, supérieure et inférieure des cellules de déhiscence ; la face externe, au contraire, en est dépourvue.

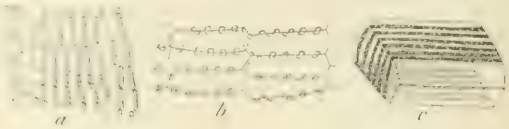


Fig. 1047. — Assise de déhiscence du Lychnis (*L. dioica*). — *a*, face interne ; *b*, face externe ; *c*, cellule entière, avec les bandes d'épaississement en forme d'U (Leclerc du Sablon).

Dans la Mauve (fig. 1048, I), ce sont des épaississements assemblés en manière de griffe étoilée sur la face interne ; les branches de ces griffes longent ensuite les faces radiales, et, comme dans le cas précédent, s'arrêtent au bord de la face externe, qui reste mince.

Dans l'Ancolie, l'Erodium (fig. 1048, II), la face interne des cellules de déhiscence est presque entièrement couverte d'un réseau d'épaississement ; dans le Géranium, enfin, l'épaississement de cette face est continu (*b*).

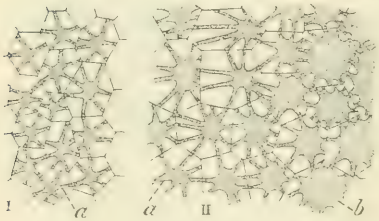


Fig. 1048. — Face interne de l'assise de déhiscence. — I, de la Mauve (*Malva sylvestris*) ; *a*, épaississements lignifiés étoilés. — II, de l'Erodium (*Erodium Hymenodes*) ; on voit le passage des griffes d'épaississement (*a*) aux épaississements lignifiés continus (*b*) (Leclerc du Sablon).

Le Datura Stramoine offre des épaississements en forme d'anneaux entiers ; l'Iris Faux-Acore (fig. 1043), la Bourrache, des spirales épaissies.

b) Dans d'autres plantes (Butome), c'est au contraire la *face externe* des cellules lignifiées qui porte les U et les griffes d'épaississement (fig. 1049, I).

2° **Mécanisme de la déhiscence.** — On voit tout de suite, d'après ce qui précède, quel est le mécanisme de la déhiscence des anthères.

a) Supposons, par exemple, les épaississements prédominants sur la face interne (fig. 1049, II), la *déhiscence longi-*

tudinale et les sacs polliniques de chaque moitié d'anthère séparés par une cloison (Mauve, Géranium).

Pendant la maturation, l'anthère se dessèche peu à peu. Mais, comme la face externe de l'assise de déhiscence se raccourcit plus que la face interne par suite de la dessiccation, une traction s'exerce vers le dehors et entraîne une déchirure longitudinale de chaque sac dans la zone de moindre résistance, c'est-à-dire de chaque côté et au voisinage immédiat du sillon longitudinal, puisque dans cette région, les cellules de déhiscence sont remplacées par des cellules ordinaires non lignifiées, faciles à dissocier (fig. 1050, II, *i*). L'anthère s'ouvre ainsi par quatre fentes longitudinales, très rapprochées deux à deux (*h*), et les quatre valves, qui correspondent aux quatre sacs, se renversent en dehors (*g*), ouvrant largement l'anthère.

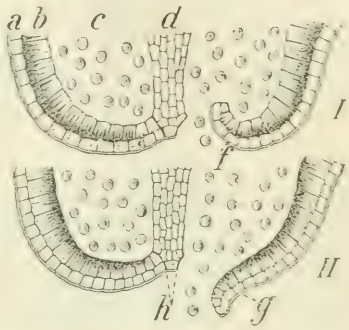


Fig. 1049. — Déhiscence des anthères (fig. schématique). — I, *a*, épiderme; *b*, assise de déhiscence, à épaississements prédominants en dehors; *c*, sac pollinique; *d*, cloison séparatrice de deux sacs; *f*, reploiement de la valve en dedans. — II, *g*, reploiement en dehors; *h*, région où se constituent les deux fentes, très rapprochées.

Toute cause favorable à la dessiccation hâte la déhiscence; l'humidité la retarde. Aussi peut-on alternativement faire ouvrir et fermer une anthère, en la desséchant à l'air libre, puis en la plongeant dans l'eau.

b) Si les épaississements lignifiés prédominent sur la face externe (fig. 1049, I), le raccourcissement occasionné par la dessiccation sera plus marqué sur la face intérieure, et la traction se produira cette fois vers le dedans. Aussi, quand la rupture survient, les quatre valves (*f*) se reploient-elles dans la cavité des sacs polliniques.

c) Le mécanisme est le même dans le cas de la déhiscence *poricide* (fig. 1050) et de la déhiscence *valvulaire* : partout, ce sont les cellules sous-épidermiques qui sont actives.

Rôle de l'épiderme. — L'épiderme ne joue qu'un rôle insignifiant dans le phénomène de la déhiscence.

Pour le montrer, on isole l'épiderme d'une anthère de Tabac, de Digitale, soit directement et par fragments avec un canif, soit d'un seul coup, après action préalable de l'acide acétique à chaud : or, l'anthère,

ainsi dépouillée, s'ouvre encore lorsqu'on la dessèche, et se referme en présence de l'eau, comme si elle était intacte.

Du reste, les anthères de certaines plantes (Composées, Conifères,

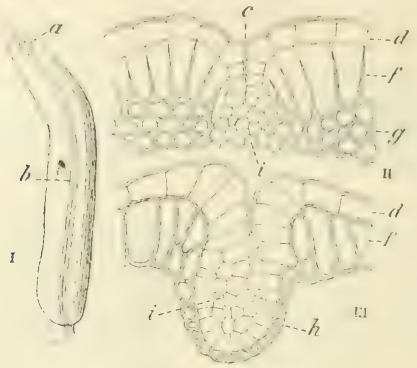


Fig. 1050. — Déhiscence des étamines de Cassia (*Cassia eremophila*, Légumineuse césalpiniée). — I, *b*, anthère ; *a*, pore de déhiscence, prolongé par un sillon. — II, section de la zone déhiscente ; *c*, niveau du pore ; *i*, parenchyme mou, facilement dissociable ; *g*, parenchyme lignifié ; *f*, cellules sous-épidermiques, plus fortement lignifiées en dedans ; *d*, épiderme. — III, section de la partie indéhiscente ; *h*, cellules lignifiées, qui s'opposent à la dissociation de *i* (Leclerc du Sablon).

Mahonia) perdent naturellement leur épiderme à la maturité, et leur déhiscence ne s'en produit pas moins.

4. — Pollen. — 1° Pollen des Angiospermes. — Le grain de pollen mûr, ou microdiode, est d'ordinaire arrondi ou ovoïde.

Par exception, chez les Zostères (Monocotylédones marines), les grains s'allongent d'abord transversalement dans l'anthère, au moment de leur maturation, puis obliquement de haut en bas, en se contournant en spirale les uns autour des autres : ils forment ainsi chacun un tube allongé.

Considérons successivement le *contenu* et la *membrane*.

a) Contenu. — Le noyau, primitivement simple (fig. 1051, I) et accompagné de ses deux sphères directrices, est maintenant subdivisé en deux autres (fig. 1051, II), d'ordinaire inégaux et formés chacun de douze chromosomes seulement dans le Lis, comme il a été expliqué plus haut (p. 849).

Le protoplasme du grain mûr est également différencié en deux masses fort inégales par une cloison protoplasmique hyaline, en forme de verre de montre.

Le grain de pollen mûr se trouve ainsi renfermer deux

cellules : une grande (*c*) et une petite (*f*), qui se détache plus ou moins tôt de la paroi. Or, leur destinée est toute différente.

Le protoplasme de la petite cellule du Lis est en forme de lentille biconvexe (*f*), d'abord adossé à la paroi cellulosique, plus tard libre et mobile dans la cavité du grain, par suite de la séparation de sa membrane protoplasmique hyaline d'avec la membrane cellulosique : c'est la *cellule génératrice mère*. Elle se subdivise plus tard en deux cellules définitives, les *gamètes mâles*, ou *anthérozoïdes*, dont l'un est appelé à s'unir au gamète femelle dans le sac embryonnaire de l'ovule.

Son noyau, dépourvu de nucléoles et un plus petit que celui de la grande cellule, renferme un filament chromatique très dense, riche en nucléine, avide de colorants bleus ou

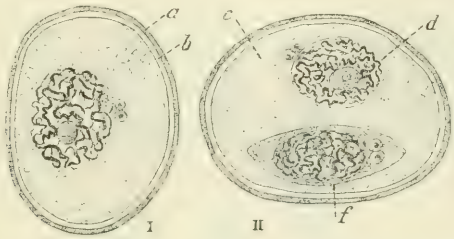


Fig. 1051 et 1052. — I, grain de pollen jeune du Lis Martagon, déjà séparé de ses voisins ; *a*, exine ; *b*, intine. — II, le même, adulte ; *c*, protoplasme végétatif ; *d*, noyau végétatif ; *f*, cellule génératrice (gr. : 500) (Guignard).

verts (bleu et vert de méthyle, vert d'iode) ; son protoplasme fixe plus énergiquement la fuchsine que celui de la grande cellule, et il en est de même des centrosomes de ses sphères directrices.

La grande cellule du grain de pollen (*c*), limitée intérieurement, comme la précédente, à la cloison hyaline en forme de verre de montre, est dite *cellule végétative*. Son contenu se désorganise avant la formation de l'œuf, à laquelle elle ne prend donc aucune part, et elle sert simplement à véhiculer et à nourrir les cellules génératrices.

Son noyau, plus volumineux que le noyau sexuel, renferme, avec un ou plusieurs nucléoles nets, un filament chromatique lâche, pauvre en granulations de nucléine, et qui ne fixe que médiocrement le colorant bleu ou vert du mélange précédemment cité (p. 848), mais se colore de préférence en rose pâle, comme le protoplasme ambiant.

De même, dans le pollen de Jacinthe, préalablement traité

par le mélange de fuchsine et de bleu de méthylène, le noyau mâle absorbe fortement le colorant bleu, tandis que le noyau végétatif apparaît en rouge : leur structure rappelle d'ailleurs celle des noyaux du Lis.

Le protoplasme végétatif se charge de diverses réserves nutritives, les unes dissoutes (sucres), les autres figurées (amidon, huile), destinées à être consommées pendant la germination du grain de pollen.

On voit qu'en définitive chaque cellule mère pollinique se divise en huit autres cellules, dont quatre sont génératrices mères et mobiles, et les quatre autres végétatives.

b) Membrane. — La membrane cellulosique originelle des grains de pollen provient en partie de la paroi des cellules

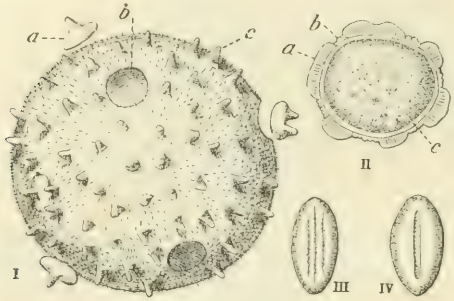


Fig. 1053 à 1056.

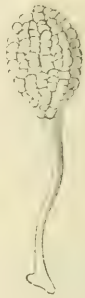


Fig. 1057.

Fig. 1053 à 1056. — I, grain de pollen de Courge (*Cucurbita Pepo*) : *a*, couvercles d'exine, détachés ; *b*, pore germinatif ; *c*, pointes (gr. : 350). — II, pollen de Stellaire (*Stellaria graminea*) ; *a*, exine ; *b*, couvercles au fond des pores ; *c*, intine. — III, pollen de Glaïeul (*Gladiolus segetum*), à l'état sec (gr. : 180). — IV, de Yuque (*Yucca gloriosa*), avec un pli germinatif (gr. : 300) (Schacht).

Fig. 1057. — Pollinie d'Orchidée, avec son prolongement ou caudicule (voy. l'étamine, fig. 927, *g*).

mères, et en partie de la transformation de la lame protoplasmique hyaline des cloisons de la tétrade : elle bleuit par le chlorure de zinc iodé.

D'abord mince et uniforme, elle ne tarde pas à s'accroître, tout à la fois en surface, pour suivre l'extension graduelle du grain, et en épaisseur pour acquérir plus de consistance et au fur et à mesure se différencier.

Ce sont précisément les inégalités d'épaississement qui donnent lieu aux dépressions (*pores* et *plis*, fig. 1053, III), aux reliefs extérieurs (*pointes, tubercules*, fig. 1053, I, *c*) et aux reliefs intérieurs (*amas de cellulose* de réserve, fig. 1058, *c*) de la membrane du grain de pollen.

Il y a lieu d'admettre qu'indépendamment des molécules cellulosiques, la membrane jeune en voie de croissance renferme encore des *microsomes* actifs, c'est-à-dire des granulations protoplasmiques vivantes, qui précisément élaborent les nouvelles particules cellulosiques, destinées à s'interposer entre les anciennes (p. 402).

L'épaississement s'effectue, en effet, non seulement par l'intérieur de la membrane au voisinage du protoplasme périphérique, en direction centripète, mais encore par sa surface même, en direction centrifuge : de ce dernier mode résultent notamment les sculptures en relief, quand l'épaississement centrifuge est inégal, ce qui est le cas de nombreux grains de pollen (p. 810). Or, cette localisation de la croissance centrifuge, dans une membrane qui a déjà acquis une certaine épaisseur, ne se comprend bien que si la région correspondante de la membrane renferme encore des éléments vivants, capables de sécréter de nouvelles particules cellulosiques.

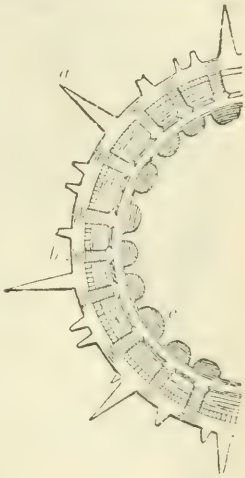


Fig. 1058. — Coupe de la paroi d'un grain de pollen de Guimauve (*Althæa rosea*). — *a*, pointes ; *b*, pores ; *c*, amas de cellulose de réserve, placés en face des pores ; *d*, intine cellulosique ; *f*, exine, divisée en deux couches, l'interne mince et cellulosique, l'externe plus épaisse et cutinisée (gr. : 600).

Lorsque la membrane est entièrement constituée, elle offre une différenciation en deux couches bien distinctes : l'externe ou *exine* (fig. 1051, *a*), ordinairement jaune et cutinisée, unie ou hérissée ; elle manque ou reste très mince au niveau des pores et plis ; l'interne ou *intine* (*b*), mince et extensible, cellulosique, parfois épaissie intérieurement au niveau des pores, comme dans les Malvacées (fig. 1058, *c*), où elle constitue une *réserve de cellulose*, en vue du développement ultérieur de cette membrane.

Le chlorure de zinc iodé colore l'intine en bleu, et l'exine simplement en brun.

Au moment de la germination du grain de pollen, l'intine, qui est vivante, s'allonge en tube, au travers des pores ou plis de l'exine, qui, elle, reste en place, inerte.

L'exine n'est pas toujours entièrement cutinisée : sa zone

interne peut rester cellulosique (fig. 1058, *f*), comme l'intine (*d*) qu'elle recouvre (Malvacées).

Dans le pollen échinulé de la Courge (fig. 1053, I), l'exine, totalement cutinisée, manque le long d'un certain nombre de lignes circulaires, qui délimitent autant de couvercles d'exine (*a*). Au début de la germination, ces couvercles sont soulevés par l'intine en voie d'expansion; cette dernière membrane offre, en correspondance avec eux, des épaississements cellulosiques, qui, distendus par la pression intérieure, font alors hernie au dehors, en s'amincissant petit à petit, et alimentent ainsi la croissance du tube pollinique.

Pollen composé — Il peut se produire des *arrêts de développement* au cours de la formation des grains de pollen. Dans ce cas, les grains de pollen, au lieu d'être libres dans l'anthère mûre, restent unis en petits groupes, enfermés dans une membrane commune : le pollen est alors dit *composé*.

Fig. 1059. — *a*, pollinie d'Orchidée ; *b*, caudicule ; *d*, rétinacle ; *c*, rostelle.

Ainsi, dans diverses Orchidées, dans la Bruyère, la membrane de chaque cellule mère ne se gélifie que très incomplètement ; de sorte qu'une fois les cellules mères isolées les unes des autres, chaque tétrade de grains de pollen reste incluse dans la portion restante de membrane de la cellule mère.

Ailleurs, au lieu de simples tétrades, ce sont des groupes de tétrades qui forment corps (Ophryde) ; ailleurs encore (Asclépiadées, certaines Orchidées), tous les grains d'un sac, ou d'une moitié d'anthère (fig. 1057), restent associés en un amas ovoïde, de consistance mucilagineuse, nommé *pollinie*.

Les pollinies des Orchidées se prolongent d'ordinaire vers le bas en manière de pédicule visqueux (fig. 1059, *b*), qui va rejoindre un renflement gélifié (*d*) du stigmate : les deux prolongements des pollinies se nomment *caudicules* : les amas gélifiés du stigmate, *rétinacles* : le lobe stigmatique antérieur (*c*), en forme de bec saillant, qui les porte, *rostelle* : enfin les petites dépressions qui reçoivent les rétinacles, *bursicules*.

2° Pollen des Gymnospermes. — Les grains de pollen des Gymnospermes (Conifères, Cycadées,... sont généralement arrondis (Cycas ou ovoïdes (Cyprès, fig. 1063 ; Ephèdre, fig. 1061), parfois ridés à la maturité (Ginkgo).

Ceux de diverses Conifères, telles que le Pin, l'Epicéa (fig. 1060), le Mélèze, le Sapin, le Cèdre, etc., offrent une conformation spéciale. Chez ces plantes, le grain de pollen, au lieu d'être simplement arrondi ou ovoïde, offre sur les côtés deux boursouflures remplies d'air, provenant d'un développement de l'exine cutinisée (*a*). Ces deux renflements,

marqués d'un réseau d'épaississement, facilitent beaucoup le transport du pollen, si abondant chez ces Conifères. A la maturité des fleurs mâles, le vent, passant sur des forêts de Pins, emporte parfois de véritables nuages jaunes de pollen, que la pluie rassemble ensuite en amas (pluies de soufre).

Structure. — La complexité du grain de pollen mûr des Gymnospermes varie avec le groupe que l'on considère.

La structure la plus simple, qui est d'ailleurs celle des Angiospermes, se rencontre chez les Conifères de la tribu des Cupressées (Cyprès, Thuya, Genévrier) : le grain de pollen

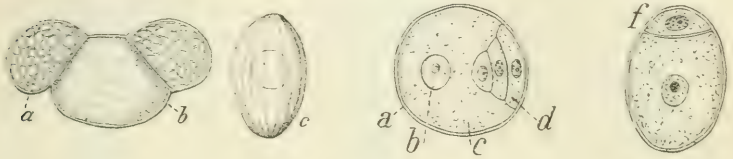


Fig. 1060. Fig. 1061. Fig. 1062. Fig. 1063.

Fig. 1060. — *b*, grain de pollen d'Epicéa (*Picea vulgaris*) ; *a*, ballonnets latéraux réticulés (gr. : 135).

Fig. 1061. — *c*, grain de pollen d'Ephédra (*Ephedra major*), observé dans l'eau (gr. : 360) (Schacht).

Fig. 1062. — Grain de pollen de Cératozamie, — *a*, double membrane ; *b*, noyau végétatif ; *c*, protoplasme de la cellule végétative ; *d*, groupe de petites cellules, dont la plus intérieure seule est mère de deux gamètes.

Fig. 1063. — Grain de pollen de Cyprès (Conifère), à une seule petite cellule (*f*), mère de deux gamètes.

comprend deux cellules inégales, dont la plus petite est génératrice mère de deux gamètes, et l'autre végétative.

Chez les Conifères de la tribu des Abiétinées (Sapin, Epicéa, Mélèze), les choses n'en restent pas là. D'ordinaire, la grande cellule se cloisonne encore, à une ou deux reprises, ce qui donne lieu à deux ou trois petites cellules, et conséquemment les grains de pollen sont tricellulaires ou quadricellulaires. Mais, pendant la maturation, la petite cellule extérieure, lorsqu'il n'y en a que deux en tout, les deux petites cellules extérieures, s'il y en a trois (Epicéa, Pin), sont peu à peu écrasées contre la paroi du grain (fig. 1123, *b*) ; seule, la petite cellule intérieure (*a*), c'est-à-dire la plus récemment formée, subsiste et représente la cellule génératrice mère des deux gamètes, comme l'unique petite cellule des Cupressées et des Angiospermes.

Une structure analogue se rencontre chez le Ginkgo. Coni-

fère de la tribu des Taxées. Le grain de pollen mûr y est quadricellulaire (fig. 1128, I). Des trois petites cellules, la plus extérieure est atrophiée et écrasée contre la membrane cellulosique ; les deux autres (*f*, *d*) restent vivantes. Mais, tandis que la seconde est stérile et destinée à se désorganiser, la plus intérieure (*d*), née du dernier cloisonnement de la grande cellule (*c*), est, comme précédemment, après toutefois élimination d'un noyau (II, *g*), appelée à constituer deux gamètes, qui ici, on le verra plus loin, offrent cette particularité intéressante d'être des anthérozoïdes vrais, à nombreux cils vibratiles (fig. 1132, II).

Chez les Cycadées, famille intermédiaire entre les autres Gymnospermes et les Cryptogames vasculaires hétérodiodées, on trouve de même trois petites cellules (Cératozamie, fig. 1062), parfois deux seulement (Zamie), et c'est encore l'intérieure qui devient génératrice.

Il n'y a, en somme, d'autre différence entre les grains de pollen pluricellulaires de certaines Gymnospermes et les grains bicellulaires des autres Phanérogames que dans une constitution plus directe de la cellule génératrice mère chez ces dernières. On comprendra la signification de cette différence, après l'étude des Cryptogames vasculaires.

5. — Germination du grain de pollen. — Le grain de pollen mûr, formation ordinairement bicellulaire, à l'état de vie ralentie et pourvue de réserves nutritives (amidon,...), est capable de développement. Pour le faire germer, il suffit que les conditions ambiantes d'humidité, d'aération et de température, qu'exige toute germination, soient favorables.

Mais le développement du grain de pollen est très limité. Il consiste simplement en l'allongement de l'intine cellulosique, au travers de l'une des plages minces (pore ou pli) de l'exine cutinisée, ce qui donne lieu à un tube délié, le *tube pollinique* (fig. 1064 à 1066).

Normalement, cette germination s'effectue sur le stigmate du pistil (fig. 1067), dans le liquide exsudé des papilles de cet organe, et alors le tube pollinique doit atteindre au moins la longueur du style, pour arriver aux ovules (p. 898).

Pour l'observer plus directement, on peut délayer du pollen dans une goutte d'eau sucrée, ou d'eau légèrement acidulée par l'acide tartrique ou citrique : dans l'eau pure, l'absorption trop rapide du liquide entraîne fréquemment

l'éclatement du tube (fig. 1066). Au microscope, on peut alors suivre la formation de ce dernier, qui souvent s'opère en moins d'une heure (Lobélie,...).

Remarquons que si les acides étendus, le sucre, etc., agissent comme adjuvants dans la germination, les *sels minéraux*, même en solution très diluée, se comportent au contraire comme des *poisons*, et suppriment plus ou moins vite la faculté germinative. C'est ce qui a lieu, par exemple, au bout

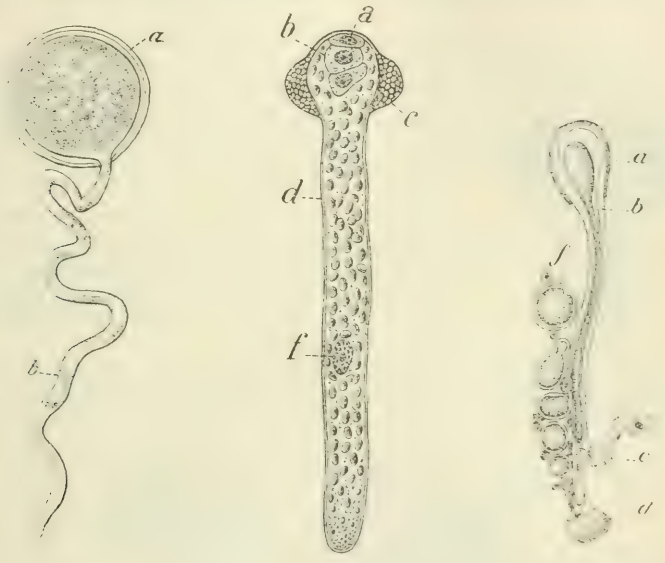


Fig. 1064. Fig. 1065. Fig. 1066.

Fig. 1064. — *b*, tube pollinique de Strélitzia (*Strelitzia officinarum*) ; *a*, exine cutinisée et lisse (gr. : 180) (Schacht).

Fig. 1065. — Tube pollinique d'Epicéa (*Picea vulgaris*). — *a*, cellule stérile *b*, les deux gamètes, encore unis ; *c*, ballonnets latéraux réticulés du grain de pollen ; *d*, tube avec amidon de néoformation ; *f*, noyau végétatif.

Fig. 1066. — Tube pollinique de Scille (*Scilla bifolia*), observé dans l'eau. — *a*, exine ; *b*, intine, allongée en tube ; *c*, *d*, protoplasme rejeté après éclatement du tube ; dans *c*, le noyau végétatif ; *f*, autres fragments de protoplasme, ayant sécrété une membrane cellulosique (Palla).

de dix-huit heures, dans une solution de nitre à 0.1 p. 100, pour le pollen de la Lobélie.

Il faut en général *beaucoup d'oxygène* pour la germination du pollen. Aussi, les grains déposés dans une goutte d'un liquide convenable, sous une lamelle, ne germent-ils bien que s'ils se trouvent à proximité du bord de cette dernière, où

leur respiration est plus libre ; de même, dans une goutte non recouverte, ceux de la surface germent plus vite que ceux qui sont submergés.

Action de l'eau pure sur le pollen. — Si le contact de l'eau pure nuit à la généralité des pollens et provoque l'éclatement des tubes, auquel cas la fermeture périodique des fleurs correspondantes (p. 739) intervient pour empêcher l'action de l'eau atmosphérique, il n'est pas rare cependant que la germination s'accomplisse normalement dans l'eau pure, sans qu'il se produise aucune projection du contenu du tube pollinique.

C'est le cas pour le pollen de la Lobélie enflée, qui développe de très beaux tubes dans l'eau au bout d'environ une heure; pour celui du Pavot, qui en donne après trois heures; celui du Tabac, dont les fleurs dressées sont souvent remplies d'eau; ceux de l'Oseille, de la Lysimache nummulaire, du Lis (trois heures), du Ricin, etc.

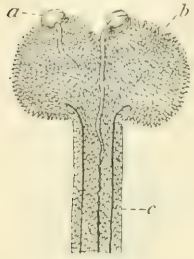


Fig. 1067. — Stigmate de Mouron (*Anagallis*). — *c*, style ; *b*, papilles stigmatiques ; *a*, grains de pollen en voie de germination.

Ce sont généralement les *plantes anémophiles*, à organes reproducteurs non protégés, qui résistent le plus à l'eau, comme diverses Papavéracées, Nymphéacées, Liliacées, Crassulacées ; ces dernières ont du reste leurs fleurs tubuleuses souvent remplies d'eau.

Parmi les Liliacées, les grains de pollen de quelques espèces font explosion (Asphodèle), alors que la plupart des autres germent très bien dans l'eau pure (Lis).

La cause de cette résistance des pollens anémophiles (Chanvre, Mercuriale, Pariétaire, etc.) réside dans leur structure. On constate en effet qu'ils sont tous *amylifères*, parfois même bourrés d'amidon : or, cette réserve hydrocarbonée, n'ayant pas de pouvoir osmotique sensible, s'oppose à une trop vive absorption d'eau.

Peut-être n'est-ce que par suite d'une protection de plus en plus parfaite des étamines contre les précipitations atmosphériques, protection graduellement réalisée au cours des temps, en particulier par l'occlusion des fleurs, que certains pollens, primitivement semblables à ceux des autres plantes, sont devenus si sensibles à l'action directe de l'eau.

Structure du tube pollinique. — Les modifications de structure qui surviennent dans le tube pollinique, en vue de la formation de l'œuf, seront indiquées plus loin (p. 897).

CHAPITRE II

STRUCTURE DE L'OVULE ET DÉVELOPPEMENT DE L'ENDOSPERME

On a vu déjà (p. 824) que le corps cellulaire de l'ovule ou *nucelle* consiste en une simple *émergence*, née d'un cloisonnement des cellules épidermiques et sous-épidermiques de la portion terminale du funicule (fig. 1071), et recouverte d'un ou deux téguments.

Considérons successivement, pour les transformations ultérieures dont l'ovule est le siège, les Angiospermes et les Gymnospermes.

1. — Ovule des Angiospermes. — 1° Funicule et téguments. — Le funicule consiste en un *faisceau libéroligneux*

Fig. 1068. — I, coupe longitudinale d'une partie du funicule du Navet (*Brassica Napus*) ; II, coupe transversale. — *a*, épiderme ; *b*, parenchyme vert lacuneux ; *c*, *c*, zone libérienne, enveloppant *d*, bois du faisceau libéroligneux (Dahmen).

(fig. 1068, *cd*), détaché de la nervure placentaire (fig. 976, *g*), et en un manchon de *parenchyme* (fig. 1068, *b*), ordinairement lacuneux, lui-même recouvert de l'épiderme (*a*).

Son plan de symétrie coïncide avec celui de l'ovule tout entier.

Quand l'ovule est bitégminé, c'est le tégument extérieur seul qui reçoit les éléments vasculaires, l'interne restant purement parenchymateux.

Le faisceau du funicule, dont le liber est parfois enveloppant (fig. 1068), peut se prolonger purement et simplement dans le tégument, sans se ramifier et en restant dans le plan de symétrie : le tégument est alors *uninerve*, comme dans divers ovules anatropes (Lilas, Acacia).

Le plus souvent, le faisceau funiculaire donne, au niveau du hile, un certain nombre de branches, qui se développent et se ramifient tout autour dans le tégument, jusqu'au voisinage du micropyle : le tégument est alors *plurinerve*, et la *nervation palmée* (Prunier). Les branches restent parfois très courtes et ne forment qu'une simple touffe vasculaire au niveau de la chalaze (fig. 1001, *e*), sans pénétrer sensiblement dans le tégument, qui, dès lors, se trouve être presque uniquement parenchymateux (Lin, Poirier).

La partie ligneuse des faisceaux tégumentaires est toujours dirigée vers le nucelle chez les Angiospermes, et au contraire vers l'extérieur chez les Conifères.

L'épiderme superficiel du tégument est d'ordinaire uni et homogène ; très exceptionnellement, comme dans la Germandrée (*Teucrium*), il se couvre de petites glandules arrondies. Il peut d'ailleurs différencier des stomates (fig. 1087, *i*).

2° Nucelle. — Voyons maintenant les modifications de structure qui surviennent dans le parenchyme nucellaire, primitivement homogène (fig. 1071, III), en vue de la constitution de la cellule mère de l'oosphère, nommée ordinairement *sac embryonnaire*, parce que plus tard elle contient l'embryon, issu de l'œuf.

En raison de ce que cette cellule mère donne naissance, par un cloisonnement particulier, non seulement à l'oosphère ou gamète femelle, et plus tard à l'embryon, mais encore à un groupe de cellules, dites d'*endosperme* (dont l'oosphère n'est du reste qu'une cellule privilégiée), on lui donne aussi le nom de *cellule mère d'endosperme*. On verra qu'elle équivaut à une macrodiode de Cryptogame vasculaire.

Formation de la cellule mère d'endosperme. — En règle générale, c'est une cellule *exodermique*, c'est-à-dire sous-épidermique, appartenant à la file cellulaire axile du mamelon

nucellaire très jeune, qui, s'accroissant beaucoup plus vite que les autres, constitue cette cellule mère (fig. 1069, *b*). Mais, selon les plantes, les transformations qu'elle éprouve dans ce but sont plus ou moins compliquées.

Trois cas principaux peuvent se présenter.

a) Dans le Lis et quelques autres Liliacées (Tulipe, Fritillaire), la cellule sous-épidermique donne directement la cellule mère d'endosperme, c'est-à-dire qu'elle s'accroît pure-

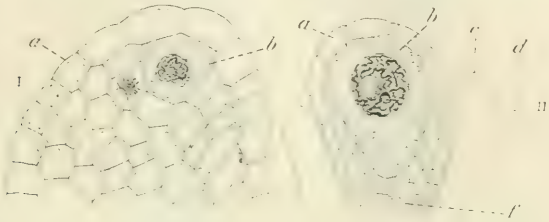


Fig. 1069 et 1070. — Lis Martagon. — I, coupe axile du nucelle, avant l'apparition des téguments ; *b*, cellule mère d'endosperme ; *a*, épiderme. — II, *a*, nucelle ; *c*, *d*, téguments en voie de développement ; *f*, parenchyme du nucelle, comprimé par la cellule mère (*b*) (gr. : 220) (Guignard).

ment et simplement pour la former (fig. 1069, II, *b*) ; ce cas est exceptionnel.

Partout ailleurs, la cellule primordiale subit des cloisonnements transverses, en nombre variable, et c'est en définitive l'une seulement des cellules ainsi formées qui s'accroît, pour constituer la cellule mère définitive.

b) Chez les Dicotylédones gamopétales (Labiées....), par exemple (fig. 1071, VII, *mk*), il se produit d'ordinaire une file de trois ou quatre cellules (Sauge), dont l'inférieure ou postérieure (*k*) s'accroît en cellule mère, tandis que les deux ou trois supérieures ou antérieures (*m*), comprimées par elle contre l'épiderme du nucelle, s'atrophient et disparaissent.

Fréquemment même, la cellule mère agrandie résorbe l'épiderme nucellaire, et s'avance dans la cavité micropylaire, où elle prend directement le contact du tégument.

c) Chez la plupart des Dicotylédones dialypétales (Rosier) et des Monocotylédones (Aristoloche, Agraphide), les choses sont un peu plus compliquées (fig. 1078 et 1079).

La cellule sous-épidermique (fig. 1078, *b*) se divise d'abord par une cloison transverse en deux autres (*c*, *d*) ; puis l'inférieure (*g*, *i*) se comporte comme la cellule originelle dans le cas précédent, c'est-à-dire donne une file de deux à quatre

cellules, dont la dernière s'organise en cellule mère d'endosperme. Quant à la cellule supérieure (*d*), celle qui confine à l'épiderme, elle donne naissance, par des cloisonnements tangentiels et radiaires plus ou moins nombreux, à un petit

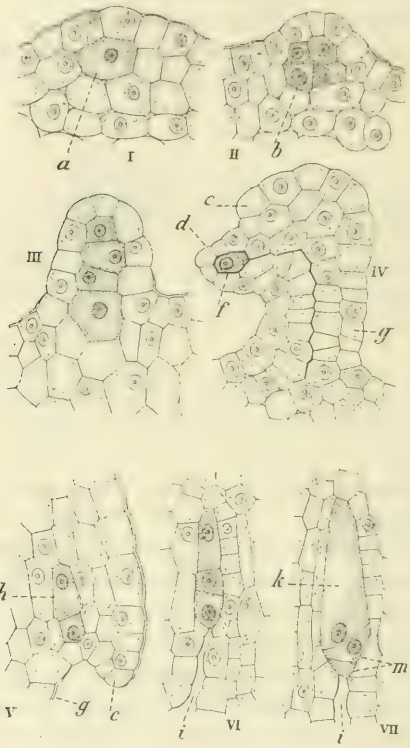


Fig. 1071 à 1077. — Formation de l'ovule du Monotropa (*M. Hypopitys*). — I, première ébauche de l'ovule ; *a*, cellule sous-épidermique active. — II, *b*, la cellule s'est subdivisée en quatre. — III, émergence nucellaire, avec deux files de cellules en voie de cloisonnement, issues de *a* ; la plus élevée de ces cellules donne *f*. — IV, *c*, ébauche du tégument ; *d*, nucelle ; *f*, cellule mère primordiale ; *g*, funicule. — V, *c*, cellule initiale du tégument ; *h*, cellule mère divisée en deux, puis en trois (VI). — VI, *i*, micropyle. — VII, *k*, cellule mère d'endosperme ; *m*, cellules stériles (gr. : 400) (Koch).

massif transitoire de cellules, nommé *calotte* (*f*, *k*), qui coiffe la cellule endospermique mère.

Cellules anticlines. — Remarquons que, dans les deux derniers cas, ce n'est pas toujours la cellule inférieure de la file, qui se développe en cellule endospermique ou sac embryonnaire.

Ce peut être la cellule supérieure (fig. 1081, *k*), qui confine à la calotte (fig. 1081, *i*), si elle existe (Agraphide), ou directement à l'épiderme dans le cas contraire ; ou bien, c'est la cellule suivante (Primevère). On nomme alors *anticlines*, les cellules sœurs situées en arrière de la cellule mère, et qui sont

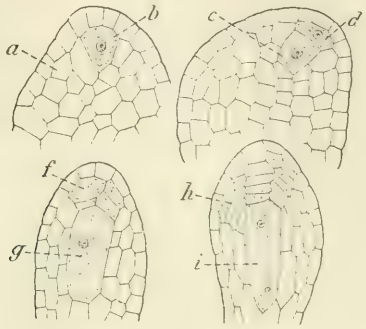


Fig. 1078. — Nucelle de Saxifrage (*Saxifraga ornata*). — *a*, parenchyme nucellaire ; *b*, cellule mère primordiale ; *c*, cellule mère d'endosperme définitive ; *d*, cellule mère de la calotte ; *f*, *h*, états plus avancés de la calotte ; *g*, cellule endospermique au début, à un seul noyau ; *i*, à deux noyaux (gr. : 220) (Vesque).

au nombre d'une dans l'Agraphide, de deux dans la Primevère, de trois dans la Stellaire (fig. 1081, *m*).

Pluralité des cellules mères d'endosperme. — En règle générale, l'ovule ou macrodiodange ne renferme à la maturité qu'une seule cellule mère d'endosperme ou macrodiode, dans laquelle se différencie de même une oosphère unique.

Il arrive pourtant (Muguet) que deux ou plusieurs cellules de la file homologue précédemment définie s'accroissent simultanément en cellules mères ; mais alors, l'une d'elles prenant l'avance, les autres ne tardent pas à être étouffées et à disparaître.

Parfois encore, comme dans les Rosacées, plusieurs cellules sous-épidermiques, contiguës à la cellule axile normale, d'ordinaire seule active, sont le siège des mêmes développements que cette dernière, ce qui donne autant de cellules mères ; mais ici encore une seule arrive à maturité et engendre le gamète femelle. Les autres restent frappées de stérilité, sans doute faute d'aliment suffisant.

On nomme *côté antérieur* ou *supérieur*, ou encore *sommet* de la cellule mère d'endosperme, la partie de cette cellule qui confine au micropyle, et *côté postérieur* ou *inférieur*, ou encore *base*, la partie qui est tournée vers la base du nucelle.

Formation de l'oosphère et de la cellule mère de l'Albumen. — Reprenons l'ovule du Lis, dans lequel une cellule exodermique s'accroît directement, sans aucun cloisonnement

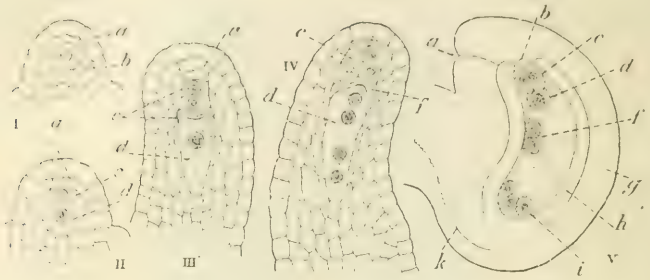


Fig. 1079 et 1080. — I-IV, nucelle du Haricot (*Phaseolus multiflorus*). — I, *a*, cellule mère de la calotte, subdivisée en II et III ; *b*, cellule mère d'endosperme, qui détache les cellules *c*, et donne *d*, cellule mère définitive. — IV, *f*, paroi gonflée de cette dernière ; *c*, est en voie d'écrasement ; la calotte (*a*) a disparu (gr. : 300). — V, ovule d'Orobe (*Orobus angustifolius*), avant la fécondation ; *a*, micropyle ; *b*, cellule mère d'albumen ; *c*, synergides ; *d*, oosphère ; *f*, union des deux noyaux polaires ; *g*, *h*, téguments ; *i*, antipodes ; *k*, nervure (Guignard).

préalable, en une cellule mère d'endosperme ou sac embryonnaire, génératrice d'une oosphère.

Dans le mamelon nucellaire en voie de formation, les

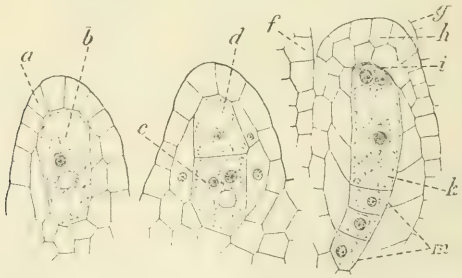


Fig. 1081. — Ovule de Stellaire (*Stellaria Holostea*). — *a*, épiderme du nucelle ; *b*, cellule mère primordiale ; *c*, cellule mère secondaire, donnant *k*, cellule endospermique et *m*, cellules anticlines ; *d*, cellule mère de la calotte, peu développée et résorbée en *i* ; *f*, *g*, tégument interne ; *h*, nucelle (gr. : 250) (Vesque).

noyaux montrent tous, au moment de leur entrée en division, les vingt-quatre segments chromatiques, qui, dans cette plante, caractérisent les cellules végétatives ou somatiques. On a vu précédemment que pareil nombre a été observé aussi dans le

parenchyme de l'anthère, avant l'apparition des cellules mères définitives des grains de pollen (fig. 1034, III).

Déjà avant que le tégument interne ait recouvert le nucelle, la cellule mère s'est accrue, en distendant l'épiderme, au point d'occuper la majeure partie du volume du nucelle. Son noyau (fig. 1069, II), pourvu de plusieurs nucléoles dont un très gros, laisse alors reconnaître nettement les contours du filament chromatique. Le protoplasme de la cellule est très abondant, réticulé, sauf à la périphérie du noyau, où il offre une striation rayonnante ; les deux sphères directrices sont quelque part appliquées contre le noyau.

A mesure que la cellule mère s'accroît, son contenu éprouve les transformations suivantes, d'ailleurs générales chez les Angiospermes, et qui aboutissent à sa subdivision en *sept cellules* d'endosperme, dont l'une représente l'*oosphère*, et les six autres l'*endosperme* proprement dit.

1° *Division du noyau en huit.* — Les deux sphères directrices s'éloignent l'une de l'autre, en se plaçant dans l'axe de la cellule mère, et le noyau entre en division, en parcourant les phases ordinaires de la caryokinèse (fig. 1082, 2 et 1083, I).

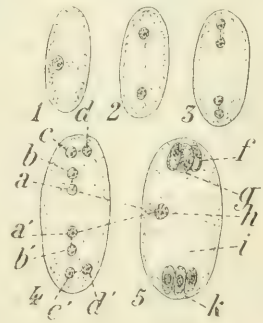


Fig. 1082. — Cellules d'endosperme chez les Angiospermes. — *1*, cellule mère. — *2-4*, formation des huit noyaux. — *5*, *f*, synergides ; *g*, oosphère ; *h*, noyau de *i*, cellule mère d'albumen ; *k*, antipodes.

Un point important, qui témoigne de la différenciation de ce noyau par rapport à celui des cellules avoisinantes du nucelle, est qu'il n'offre plus désormais que *douze segments chromatiques* (fig. 72), au lieu de vingt-quatre, comme d'ailleurs celui des cellules mères primordiales des grains de pollen, dont il est l'homologue. Ces douze chromosomes, à deux rangées de granulations, sont déjà isolés dans le noyau, avant la dissolution de la membrane nucléaire, qui prélude à la division de l'organite.

Le nombre douze se retrouve dans la Fritillaire, la Tulipe, le Tradescantia, l'Hellébore ; il descend à huit dans l'Ail, ainsi que dans la Cératozamie (Cycadée), mais s'élève à seize dans diverses Orchidées (Néottia, Listéra), et même à vingt-quatre

dans un Muscari. Quel qu'il soit, le nombre des chromosomes est le même pour les cellules mères du pollen et pour les cellules mères d'endosperme, dans une espèce donnée.

Les deux noyaux, formés ainsi dans la cellule mère, se portent aux extrémités opposées de cette dernière, accompagnés de leurs sphères directrices, maintenant dédoublées : la cellule mère continuant à s'étendre, les noyaux se trouvent bientôt séparés par une ou plusieurs larges vacuoles remplies de suc. Désormais le protoplasme ne forme plus qu'un revêtement pariétal, englobant les noyaux.

Ceux-ci se divisent une nouvelle fois suivant l'axe de la cellule, ce qui donne quatre noyaux (fig. 1083, II, III), lesquels à leur tour subissent une dernière bipartition, ce qui porte à huit le nombre total des noyaux inclus dans la cellule mère d'endosperme (IV). Les noyaux *c*, *d* et *c'*, *d'* (fig. 1082, *i*) se séparent dans une direction perpendiculaire au plan de symétrie de l'ovule ; les 2 autres paires, *a*, *b* et *a'* *b'*, suivant l'axe même.

Il importe de remarquer que, seuls, les quatre noyaux (*a-d*) de la tétrade supérieure renferment toujours 12 chromosomes, comme le noyau primitif (*2*) dont ils procèdent, et c'est précisément l'un d'entre eux, on va le voir, qui constituera le noyau de l'oosphère. Les quatre autres noyaux (*a'-d'*), au contraire, ne sont pas soumis à cette fixité et peuvent contenir 16, 20 et jusqu'à 24 chromosomes, contrairement à leur noyau d'origine (*2*).

Ces segments ne sont généralement distincts que pendant la division ; dans les noyaux au repos, ils se soudent en un filament unique.

La position des centrosomes des sphères directrices est déterminée par les directions mêmes, suivant lesquelles se sont effectuées les divisions du noyau primitif.

2° *Apparition de l'oosphère et de l'endosperme.* — Les choses étant en cet état, les trois noyaux *b*, *c*, *d*, de la tétrade supérieure (fig. 1082, *i*), proche du micropyle, s'entourent d'une masse protoplasmique, sélectionnée dans le protoplasme général ambiant et séparée du reste de la cellule mère par une simple membrane albuminoïde, ce qui donne lieu à une triade de cellules nues.

La cellule qui contient le noyau *b*, traversée par le plan de symétrie, est l'*oosphère* ou cellule génératrice femelle

(fig. 1082, 5, *g*) ; les cellules *f* disposées un peu plus haut (surtout quand la cellule endospermique est étroite) et qui renferment les noyaux *c*, *d*, se nomment *synergides* : elles sont d'ordinaire allongées, spécialement chez les Dicotylédones gamopétales, à cause de l'étroitesse de la cellule mère.

Le noyau de l'oosphère (fig. 1083, IV, *a*), plus chromatique que celui des synergides (*b*), occupe l'extrémité postérieure de la cellule, et il est précédé d'un large vacuole ; ses

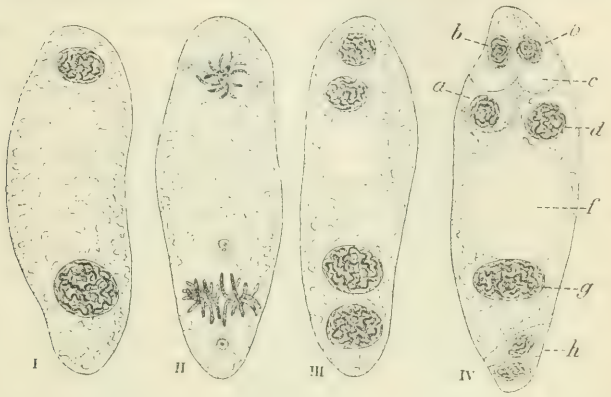


Fig. 1083 à 1086. — Formation des cellules d'endosperme du Lis Martagon. — I, cellule mère avec noyau subdivisé en deux autres inégaux. — II, subdivision des noyaux en quatre, en direction à peu près perpendiculaire. — III, les quatre noyaux. — IV, *a*, oosphère ; *b*, synergides ; *c*, vacuole ; *d*, *g*, noyau polaire supérieur et inférieur ; *f*, vacuole ; *h*, antipodes (gr. : 200) (Guignard).

deux sphères directrices sont placées en avant et contre sa membrane, du côté du micropyle (fig. 1133, I).

Le noyau des deux synergides (*b*) se trouve au contraire reporté, avec le protoplasme, vers l'extrémité antérieure de ces cellules, et la vacuole (*c*) se constitue en arrière du noyau. Contrairement à l'oosphère, qui est appelée à former l'œuf, en se fusionnant avec l'une des cellules génératrices mâles ou anthérozoïdes du grain de pollen, les synergides se résorbent après la fécondation.

Les trois noyaux *b'*, *c'*, *d'* (fig. 1082, 4), situés à l'extrémité opposée de la cellule mère, s'enveloppent pareillement de protoplasme et constituent une seconde triade de cellules, placées côte à côte transversalement (fig. 1082, 5, *h*), ou au contraire superposées (fig. 1083, IV, *h*), selon que la cellule endospermique est élargie ou rétrécie à la base : ce sont les *cellules antipodes*. Leur membrane est, tantôt simplement

albuminoïde, tantôt cellulosique : elle peut même manquer, auquel cas le protoplasme des antipodes ne se distingue pas de celui du reste de la cellule mère. Les antipodes sont transitoires, comme les synergides : bien souvent, lorsque leur membrane est simplement albuminoïde, elles disparaissent déjà avant la fécondation (Vesce, Haricot, Cactées). En fait, ce sont là des éléments cellulaires éliminés.

Par une remarquable exception, l'une des antipodes de l'Ail (*Allium odorum*) devient capable de se cloisonner et de donner naissance à un embryon, comme l'œuf issu de l'oosphère après la fécondation ; mais c'est là un simple *embryon adventif*, d'origine végétative et non sexuelle.

Dans le Balanophore, cette même antipode peut au contraire être fécondée, au lieu de l'oosphère normale (p. 883).

Restent les deux noyaux *d* et *g* (fig. 1083, IV), dits *noyaux polaires*, sensiblement plus gros (l'inférieur surtout) que les autres. Ils cheminent plus ou moins tôt l'un vers l'autre, précédés de leurs sphères directrices : ces dernières s'associent d'abord deux à deux, en deux couples nouveaux, qui s'écartent latéralement ; puis les noyaux eux-mêmes s'unissent par simple contiguïté (fig. 1079, V, *f*). Dans le Lis, les noyaux polaires, une fois unis, restent pendant quelque temps distincts (fig. 1136, II, *h h*) ; mais, dans le cas ordinaire, ils se fusionnent complètement, dès avant la fécondation.

Ce noyau géminé (fig. 1082, 5, *h*) forme, avec le protoplasme pariétal restant (*i*) de la cellule mère et sa paroi cellulosique, une septième et vaste cellule, dite *cellule mère de l'albumen*, parce qu'en effet ses cloisonnements, après la formation de l'œuf, donnent lieu à l'albumen, tissu nourricier de la graine. On voit qu'elle représente la cellule mère d'endosperme primitive, accrue et différenciée, mais diminuée, par cloisonnement, des éléments des deux triades endospermiques supérieure et inférieure.

Structure du nucelle au moment de la formation de l'œuf. — 1° *Cellules endospermiques.* — Ainsi donc, lorsque les différenciations sont achevées dans le nucelle et que rien, de ce côté, ne s'oppose plus à la formation de l'œuf, la cellule mère d'endosperme se trouve subdivisée en sept cellules (fig. 1082, 5), savoir : en avant, l'*oosphère*, accompagnée des *deux synergides ;* du côté opposé, les *trois antipodes*, parfois déjà résorbées ; enfin la *cellule mère de l'albumen* (*i*), la plus

grande de toutes, et offrant cette particularité que son noyau est géminé. De ces sept cellules d'endosperme hétérogènes, nettement polarisées, deux seulement sont appelées à durer : l'oosphère et la cellule mère de l'albumen.

Tout autour de l'endosperme se trouve la portion encore subsistante du nucelle (fig. 1087), plus ou moins développée, selon les plantes ; enfin les téguments (*a*, *b*).

C'est à cette phase du développement que la fleur,

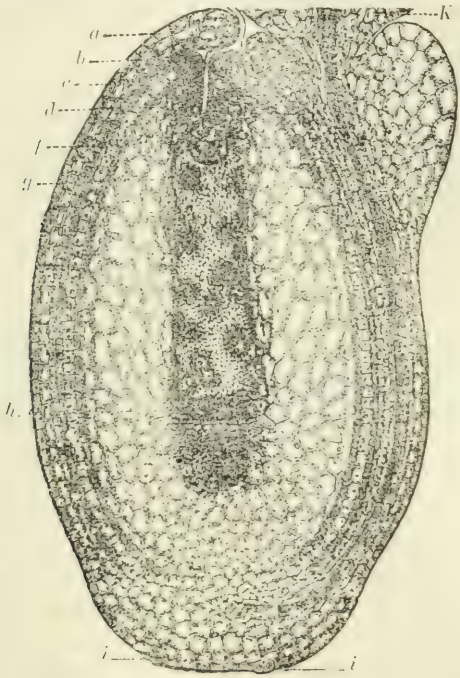


Fig. 1087. — Coupe longitudinale de l'ovule anatrope de la Violette (*Viola bricolor*), un peu après la formation de l'œuf. — *a*, *b*, téguments externe et interne ; *c*, micropyle ; *d*, tube pollinique flétri ; *f*, œuf, donnant l'embryon ; *g h*, cellule mère d'albumen avec nombreux noyaux en division ; tout autour, nucelle ; *i*, stomates ; *k*, funicule (gr. : 350) (Kny).

jusqu'alors à l'état de bouton (fig. 917), s'épanouit, et que la déhiscence des anthères a lieu.

Les noyaux de toutes ces cellules, et spécialement celui de l'oosphère, sont *érythrophiles*, c'est-à-dire remarquables par leur avidité pour les matières colorantes rouges, comme le noyau végétatif du grain de pollen, dont ils offrent du reste les caractères (Fritillaire).

Le noyau générateur mâle, au contraire, on l'a vu, est cyanophile (p. 857), c'est-à-dire qu'il ne fixe que le colorant bleu ou vert du mélange précédemment indiqué (p. 848).

Réserves figurées. — Fréquemment, la cellule mère de l'endosperme est dépourvue *de réserves nutritives figurées* dans son corps protoplasmique (Lis).

Par exception, chez diverses plantes grasses (Cactées, Crassulacées, Euphorbiacées,...), ou autres (Capucine), elle se charge d'une quantité relativement considérable de *grains d'amidon simples* (fig. 1088, *c*), tant dans le protoplasme général que dans celui des deux triades de cellules endospermiques incluses.

Fig. 1088. — Cellules d'endosperme de Rhipsalis (*R. gonocarpa*). — *o*, oosphère ; *a*, synergides ; *b*, vésicule à suc cellulaire ; *c*, cellule mère d'albumen avec amidon de réserve ; *d*, antipodes (gr. : 600) (D'Hubert).

Cet amidon disparaît des antipodes déjà avant la fécondation ; dans l'oosphère et les synergides, la résorption n'a lieu qu'après la formation de l'œuf, en vue de l'alimentation de l'embryon, et il en est de même pour la réserve de la cellule mère de l'albumen.

2° *Paroi du nucelle.* — Le *parenchyme et l'épiderme du nucelle* sont fréquemment résorbés au moment de la fécondation (fig. 1079, V), au moins dans la région micropylaire (fig. 1071, VII), par la cellule mère d'endosperme en voie d'expansion, si bien que la membrane de cette dernière se trouve à nu au fond du micropyle, où elle prend directement le contact du tégument ; c'est le cas pour de nombreuses Dicotylédones gamopétales, pour les Orchidées, etc.

Même, chez quelques plantes, comme le Santal (Angiosperme innucellée, p. 881), le sac s'avance hors de l'ovule rudimentaire et fait saillie fortement dans la cavité ovarienne (fig. 1096, III).

Ailleurs, au contraire, l'épiderme du nucelle subsiste (Lis, fig. 1069, II, *a* ; Crassule), avec parfois une ou plusieurs assises cellulaires sous-jacentes, surtout vers la base (fig. 1001, *g*) (Légumineuses,...).

Dans le parenchyme du nucelle, comme dans celui des téguments et du funicule, on rencontre souvent des grains d'amidon, simples ou composés, logés dans des plastides incolores, ou en voie de verdissement (Papilionacées ; parmi les principes dissous, on peut citer des sucres de l'asparagine (Pois, Lupin) et divers sels.

Chez les Cactées, le funicule, enroulé autour du nucelle (fig. 1008), est très amylifère, tandis que le nucelle, à l'exception de la cellule mère d'endosperme (fig. 1088), ne contient pas cette réserve. Cet amidon disparaît après la fécondation, pour subvenir à la transformation de l'ovule en graine.

On trouve parfois dans le funicule des cristaux d'oxalate de calcium (Pois) ; ils y subsistent intacts, même à la maturité de la graine.

Acrogamie : basigamie : homéogamie. — Chez toutes les Angiospermes ovulées, ainsi que chez les Gymnospermes, l'oosphère se constitue à l'extrémité antérieure de la cellule mère de l'endosperme, au voisinage du micropyle, bref au *sommet* du sac : il y a alors *acrogamie*.

Il y a au contraire *basigamie*, lorsque la triade fertile de cellules, qui renferme l'oosphère et plus tard l'œuf, se constitue à l'extrémité profonde ou *base* de la cellule mère, comme chez diverses Loranthinées (Angiospermes inovulées, p. 882). D'autres plantes de cette famille étant acrogames, on voit qu'il peut y avoir polarité réversible des deux triades, qu'en d'autres termes la sexualité n'est pas absolument et exclusivement fixée dans la cellule médiane de la triade antérieure.

Dans le genre Balanophore, voisin des Loranthinées, par une exception dont on ne connaît pas d'autre exemple, c'est indistinctement la cellule médiane de la triade supérieure ou de la triade inférieure, d'ordinaire la première par raison de position (p. 883), qui est fécondée par le tube pollinique : l'une et l'autre représentent ainsi une oosphère. Il n'y a donc pas ici polarité, comme chez les autres plantes, mais homogénéité entre les deux triades de cellules endospermiques, en un mot *homéogamie*, particularité liée sans doute à la simplicité de structure de cette singulière plante parasite et qui tend à faire admettre l'équivalence originelle générale des deux triades (p. 884).

2. — Ovule des Gymnospermes. — Cellule mère d'endosperme et oosphères. — Chez les Phanérogames gymnospermes (Cycadées, Conifères, Gnétacées), les *ovules*, portés par des carpelles largement ouverts (fig. 994, I), et toujours *orthotropes*, consistent en un *nucelle unitegminé* (fig. 1089, I), creusé à son sommet dans divers genres (Pin) d'une petite cavité, la *chambre pollinique* (fig. 1140, *a*), où s'accumule le pollen, toujours très abondant chez ces végétaux à fleurs unisexuées.

Chez les Conifères, le micropyle, ordinairement profond, (fig. 1093, *b*), est tantôt dirigé vers la base des carpelles (fig. 993, *c*), tantôt vers leur sommet (fig. 1091) ; d'où la distinction des *Conifères inversiovulées* et *rectiovulées*.

Les Inversiovulées comprennent notamment les Abiétinées (tribu des *Cédrées :* Cèdre, Sapin ; tribu des *Pinées :* Épicéa, Pin, Mélèze) ; les Rectiovulées renferment la majorité des Cupressées (Cyprès, Thuya) et des Taxées (If, Ginkgo).

1° *Formation de l'endosperme.* — La cellule mère d'endosperme ou macrodiode est recouverte ici d'une calotte très développée (p. 868), accrue encore, dans certains cas, par

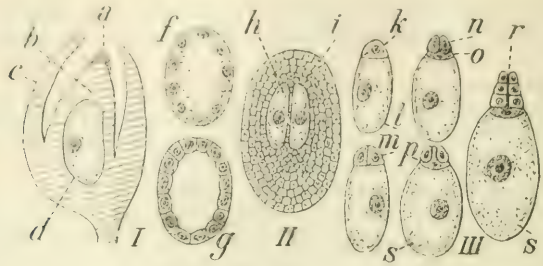


Fig. 1089 et 1090. — I, ovule d'Epicéa ; *a*, pollen ; *b*, nucelle ; *c*, tégument ; *d*, cellule mère d'endosperme ; *f*, premières divisions du noyau de cette cellule ; *g*, première assise d'endosperme. — II, *i*, endosperme (nucelle non représenté) ; *h*, cellules mères des archégones ou corpuscules. — III, *k*, cellule mère de la rosette ; *l*, de l'oosphère ; *m*, *n*, rosette à quatre cellules ; *o*, *p*, *r*, cellule de canal (en *r*, rosette à trois étages) ; *s*, oosphère.

un cloisonnement tangentiel des cellules épidermiques qui avoisinent le micropyle (Conifères) : elle se trouve par suite enfoncée assez profondément dans le nucelle (fig. 1089, I, *d*).

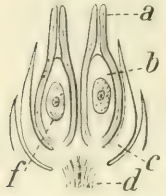


Fig. 1091. — Ovules de Genevrier (*Juniperus Sabina*). — *a*, micropyle ; *b*, nucelle ; *c*, écaille carpellaire ; *d*, faisceaux vasculaires de l'axe du cône floral ; *f*, cellule mère d'endosperme.

Le noyau de la cellule mère se divise d'abord, comme il a été dit pour les Angiospermes, en deux tétrades ; mais, au lieu que les divisions s'arrêtent là et soient suivies de la constitution de sept cellules endospermiques polarisées, les noyaux, ici, poursuivent leur multiplication dans la couche pariétale de protoplasme (fig. 1089, *f*), ce qui donne lieu à plusieurs centaines de noyaux, disposés à proximité les uns des autres en une sorte d'assise.

Après quoi, perpendiculairement à l'axe des tonnelets filamenteux, qui unissent les noyaux entre eux au cours de la caryokinèse, se constituent dans le protoplasme des cloisons, d'abord granuleuses et albuminoïdes, plus tard cellulosiques (*g*) : ces membranes se ferment ensuite intérieurement, du côté du suc cellulaire (fig. 1092, *b*), de manière à constituer en définitive, avec les masses protoplasmiques et les noyaux inclus,

une assise simple ou double de cellules, appliquées contre la membrane (*a*) de la cellule mère.

Aussitôt formées, ces cellules endospermiques s'accroissent vers l'intérieur, en absorbant le suc nutritif de la cavité ; puis elles se cloisonnent à leur tour, après division préalable du noyau, cela à plusieurs reprises, ce qui multiplie d'autant le nombre des assises.

Finalement, la cellule mère originelle se trouve entièrement comblée par un parenchyme polyédrique (fig. 1089, II), à cellules intimement unies, sans méats, et disposées, de par leur mode même de formation, assez régulièrement en séries rayonnantes : ce parenchyme, à ce moment encore homogène, sans polarité, morphologiquement du moins, n'est autre que l'*endosperme*.

On voit que, comparativement à celui des Angiospermes qui se réduit à sept cellules, l'endosperme des Gymnospermes acquiert un beaucoup plus grand développement. On comprendra la signification de cette différence, après avoir étudié les Cryptogames vasculaires, où l'endosperme, issu de la diode, prend le nom de *prothalle*.

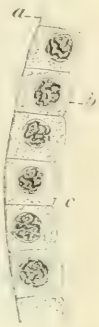


Fig. 1092. — *a*, paroi de la cellule mère endospermique, montrant la première assise de cellules d'endosperme (*b*) ; *c*, suc de la cellule mère.

2° *Formation des oosphères.* — Vers le sommet du nucelle, quelques cellules endospermiques, de 3 à 5 chez le Pin, jusqu'à 15 chez le Cyprès, disposées d'ordinaire au même niveau, s'accroissent plus que les autres : ce sont là les *cellules mères des oosphères* (fig. 1089, II, *h*). Elles sont, tantôt séparées les unes des autres (Sapin), tantôt directement au contact (Genévrier, fig. 1094).

Pour constituer les oosphères, les cellules mères séparent d'abord (fig. 1089), à leur extrémité antérieure, par une cloison transverse de cellulose, une petite cellule (*k*), qui, à son tour, par deux cloisons cruciales perpendiculaires à la précédente, forme une petite tête quadricellulaire (*m*), nommée *rosette*.

Dans quelques genres (Pin), chacune des quatre cellules de la rosette, au lieu de rester simple, se subdivise encore transversalement en deux ou plusieurs autres superposées, ce qui donne par exemple une rosette formée de trois étages quadricellulaires (*r*).

Quant à la grande cellule restante (*l*), elle forme l'*oosphère*, non sans avoir détaché contre la rosette une petite cellule (*o*), en forme de verre de montre, dite *cellule de canal*, parce qu'en se développant vers le haut (*p*, *r*), elle s'insinue entre les cellules de la rosette et là se gélifie, laissant une sorte de méat ou canal pour le passage du tube pollinique.

Dans cet état, l'ovule des Gymnospermes est prêt à être fécondé.

On a donné le nom de *corpuscule* à l'organite femelle composé de l'oosphère (fig. 1094, *d*), de la cellule de canal et de

Fig. 1093.

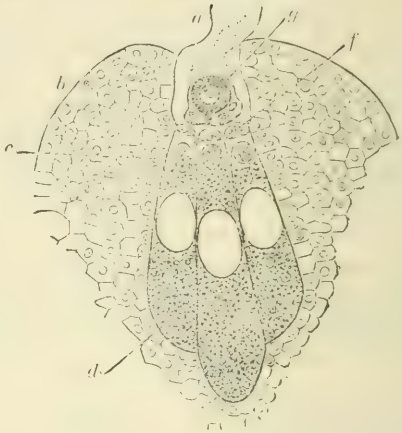


Fig. 1094.

Fig. 1093. — Coupe d'un Ovule de Sapin. — *a*, tégument; *c*, nucelle; *b*, canal micropylaire.

Fig. 1094. — Coupe longitudinale de la portion supérieure de l'endosperme du Genévrier (*Juniperus virginiana*), au moment de la formation des œufs. — *a*, tube pollinique, étalé sur un groupe d'archégones; *b*, endosperme (nucelle plus extérieur non représenté); *c*, noyau des oosphères; plus bas, en blanc, vésicule à suc cellulaire; *d*, protoplasme de l'oosphère; *f*, rosette; *g*, cellule génératrice mâle mère, qui se subdivisera pour donner les deux gamètes; elle est précédée de noyaux stériles (Strasburger).

la rosette *f* : il correspond à l'*archégone* des Cryptogames vasculaires, comme l'endosperme correspond au prothalle, et l'on peut dès maintenant le désigner de ce nom.

On voit que l'ovule des Angiospermes diffère de celui des Gymnospermes par un raccourcissement très marqué dans le développement de l'endosperme, d'où naît l'oosphère. La série des développements qui aboutissent à l'œuf est comme précipitée chez les Angiospermes; il y a, en d'autres termes, chez elles, *accélération génésique*.

Cellules mères d'endosperme des Innucellées et des Inovulées. — Nous traitons à dessein de ces Angiospermes dicotylédonées à la suite des Gymnospermes, parce qu'elles leur sont inférieures sous le rapport de l'organisation, toute dégradée, de leur gynécée (p. 825).

1° Angiospermes innucellées — Chez les Santalacées et quelques autres familles voisines, les ovules (fig. 1095, *a*) se réduisent en quelque sorte à un funicule, tantôt droit (Santal), tantôt recourbé (Thésium), sans différencier à leur terminaison, ni nucelle, ni tégument : ils sont pourvus d'un faisceau libéroligneux, qui longe leur bord extérieur, tout contre l'épiderme, et ce faisceau s'étend jusqu'à leur sommet.

Or, dans ces plantes, la cellule mère d'endosperme naît à l'extrémité même de l'ovule rudimentaire, et, comme à l'ordinaire, sous l'épiderme

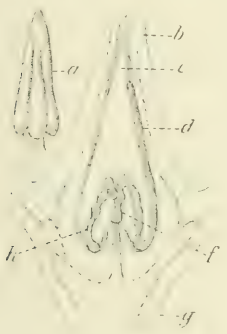


Fig. 1095.

Fig. 1096.

Fig. 1095. — Pistil de Santal (*Santalum album*). — *a*, groupe de trois ovules sur le placenta ; *b*, coupe longitudinale de l'ovaire ; *c*, coupe des ovules ; *fh*, cellule mère d'endosperme ; *d*, branche montante (non apparente à gauche pour *h*) ; *g*, faisceaux vasculaires (gr. : 15) (Guignard).

Fig. 1096. — *Osyris alba* (Santalacée). — I, *a*, placenta ; *b*, nucelle avec cellule mère d'endosperme, prolongée jusque dans le placenta et là unie à la voisine ; puis prolongement descendant (gr. : 35). — II, *b*, nucelle ; *c*, cellule mère définitive, avec calotte et deux cellules stériles. — III, la cellule mère d'albumen (*f*) fait hernie dans l'ovaire ; *d*, oosphère et synergides ; *g*, noyau de la cellule d'albumen ; *h*, antipodes ; *i*, région où se prolonge la cellule mère (gr. : 150) (Guignard).

(fig. 1096, II, *c*). En s'agrandissant, elle ne tarde pas à faire hernie au dehors (III, *f*), à l'extrémité antérieure de l'ovule : la partie saillante courte dans le Thésium, acquiert un développement remarquable dans le Santal. Après s'être allongée le long de l'ovule, cette partie saillante continue à monter le long du placenta, marchant ainsi à la rencontre du tube pollinique (fig. 1095, *d*). A son extrémité postérieure, la cellule mère s'allonge aussi jusqu'à la base de l'ovule ; puis elle pénètre dans le placenta (*hf*) en direction descendante.

Chez les Santalacées, un seul de ces ovules, d'ailleurs acrogame, est appelé à être fécondé ; mais, au cours de son évolution en graine, il s'atrophie lui-même, et le fruit mûr est dès lors *inséminé*.

Les autres ovules s'atrophient alors qu'ils sont à peine ébauchés.

2° **Angiospermes inovulées.** — Le dernier degré de simplification du gynécée caractérise les Dicotylédones parasites du groupe complexe des Loranthinées (Loranthe, Nuytsie, Gui), auquel se rattache celui des Balanophoracées. Aucune Monocotylédone, ni aucune Gymnosperme, n'offre une semblable organisation.

1° *Loranthinées.* — Chez les Loranthinées, la placentation (en conservant ce nom au mode de disposition des régions carpellaires, appelées à produire les cellules mères d'endosperme) est, tantôt *axile*, avec logettes

Fig. 1097 et 1098. — I, fleur femelle du Gui : ovaire infère, surmonté des pointes des quatre sépales. — II, coupe longitudinale; *a*, sépales; *b*, leur portion concrescente avec l'ovaire (*c*); les deux lignes noires de ce dernier sont la trace latérale de la loge ovarienne oblitérée (Le Mahout et Decaisne).

de bonne heure oblitérées par rapprochement et soudure des faces opposées de l'épiderme carpellaire intérieur; tantôt *centrale;* tantôt enfin *basilaire.* Le nombre des carpelles varie avec les genres.

Fig. 1099 et 1100. — I, section longitudinale d'un bourgeon de fleur femelle du Gui; *a*, *b*, bractées; *c*, sépales; *d*, pistil (gr. : 40). — II, section axile du pistil; *a*, loge en voie d'oblitération; *b*, épiderme intérieur de l'ovaire; *c*, groupe de cellules mères d'endosperme (gr. : 160) (Treub).

1° Dans le premier cas (Elytranthe, Treubelle), chaque placenta axile se renfle à sa base en une protubérance, qui fait saillie dans la logette correspondante et que l'on pourrait à la rigueur considérer comme un rudiment d'ovule, d'ailleurs transitoire.

Or, c'est l'une des cellules sous-épidermiques de cette protubérance qui s'accroît en cellule mère d'endosperme, laquelle s'allonge ensuite par sa base ou extrémité profonde, s'engage dans le placenta le long duquel elle monte, allant de la sorte à la rencontre du tube pollinique; et c'est dans cette portion basilaire (et non dans la portion antérieure,

comme c'est le cas ordinaire chez les Phanérogames) que se constitue l'oosphère. Il y a, en un mot, *basigamie*.

2° Dans le deuxième cas (placentation *centrale*), le placenta, très développé et séparé seulement de la paroi ovarienne par une loge annulaire étroite, produit en face de chaque carpelle une cellule mère d'endosperme, d'origine exodermique, comme dans le cas précédent.

Si la cellule mère naît au bas du placenta (Nuytsie), elle s'élève dans ce dernier jusqu'au sommet, en accroissant sa portion basilaire.

Si elle naît au sommet du placenta (Ginalle), l'épiderme fortement cutinisé qui la recouvre l'oblige à enfoncer sa base dans le placenta, jusqu'à l'extrémité inférieure de ce dernier ; après quoi, elle se recourbe en U et remonte dans l'épaisseur même de la paroi ovarienne, le long d'une bande de tissu conducteur sous-épidermique, jusqu'au style.

Dans l'une et l'autre disposition, il y a *basigamie*.

3° Enfin dans le troisième cas (placentation *basilaire*) (Loranthe, Gui), il n'y a pas à proprement parler de placenta, c'est-à-dire de région saillante où naissent les cellules mères.

Dans le Gui, par exemple (fig. 1097), l'ovaire est uniloculaire ; mais la loge s'efface de bonne heure, par suite du rapprochement et de la jonction de deux faces opposées de l'épiderme intérieur (fig. 1099, II, *a*). Or, c'est *directement dans l'exoderme des carpelles*, au fond de la loge (fig. 1099, II, *c*), que se constituent les cellules mères d'endosperme, ordinairement plusieurs par carpelle ; après quoi, elles s'élèvent par leur sommet dans l'intérieur du parenchyme amylifère du carpelle (fig. 1101, *c*), et c'est dans la partie la plus élevée que prend naissance la triade fertile (*ab*), qui comprend l'oosphère (*b*).

Il y a donc ici *acrogamie*, comme chez les Phanérogames ordinaires.

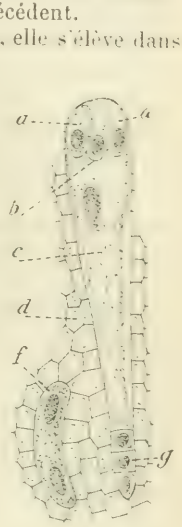


Fig. 1101. — Gui (*Viscum articulatum*). — *f*, cellule mère d'endosperme en voie d'allongement, à noyau déjà dédoublé. A droite, la même, accrue et différenciée ; *c*, cellule mère d'albumen ; *d*, parenchyme de l'ovaire ; *a*, synergides ; *b*, oosphère ; *g*, antipodes (gr. : 130 (Treub).

2° *Balanophoracées*. — Dans le genre Balanophore (fig. 748 et 764), la fleur femelle est réduite à un pistil unicarpellé, d'ailleurs le plus petit que l'on ait encore observé ; car son ovaire, à loge oblitérée, ne mesure guère qu'un cinquième de millimètre, et le style à peine une longueur double.

C'est encore dans l'épaisseur même du tissu basilaire du carpelle, vers le milieu de cette épaisseur, que se constitue la cellule mère d'endosperme, ici unique. Dans cette cellule, beaucoup plus large que les voisines, le protoplasme affecte la forme d'un U à deux branches inégales, au bout desquelles se constituent bientôt deux triades de cellules, savoir : l'oosphère et les deux synergides à l'extrémité de la grande branche, et les trois antipodes à l'extrémité de l'autre.

Chose remarquable, selon le hasard de la marche du tube pollinique,

c'est tantôt l'oosphère, tantôt l'antipode médiane, laquelle correspond à l'extrémité profonde de la cellule mère, qui devient l'œuf et par suite l'embryon, ce qui prouve l'équivalence fondamentale des deux triades de cellules endospermiques des Angiospermes.

Mais tandis que l'homéogamie (p. 877) a subsisté chez ces plantes d'organisation florale très simple, partout ailleurs elle a été rompue au profit de l'oosphère seule, qu'il y ait d'ailleurs acrogamie (cas général), ou basigamie, dans la plante considérée.

Homologie du sac pollinique et du nucelle. — Le sac pollinique ou microdiodange et le nucelle ou macrodiodange étant définis par tout ce qui précède, il y a lieu de préciser maintenant l'homologie de ces deux formations, qui, l'une comme l'autre, représentent une émergence foliaire.

1° **Formation des cellules mères.** — Pour ce qui est d'abord du *mode de différenciation des cellules mères* des grains de pollen et des cellules mères d'endosperme, remarquons que les unes comme les autres procèdent d'un cloisonnement de cellules exodermiques.

Ce cloisonnement donne lieu : 1° en dehors, d'une part, à la *paroi* du sac pollinique (fig. 1035, *cb*), ultérieurement résorbée, sauf l'assise de déhiscence ; d'autre part, à la *calotte* du nucelle (fig. 1078, *h*), qui en est l'homologue et qui, elle aussi, est éphémère ; 2° en dedans, aux *cellules mères définitives* du pollen (fig. 1035, *a*) et à celle de l'endosperme (fig. 1078, *i*).

Il y a toutefois entre les deux formations une différence quantitative marquée. Tandis, en effet, que, d'ordinaire, c'est toute une lame de cellules exodermiques qui subissent les cloisonnements dans l'anthère, pour constituer un massif de cellules mères polliniques, c'est une cellule unique, dans le nucelle, qui devient active et qui en outre ne donne qu'une seule cellule mère d'endosperme ; il s'en forme pourtant plusieurs chez les Rosacées (p. 869).

2° **Formation des grains de pollen et des cellules d'endosperme.** — Chez les *Angiospermes*, chaque cellule mère des grains de pollen forme une tétrade de grains bicellulaires, soit en tout huit cellules, et, dans chaque grain, c'est l'une seulement des deux cellules qui devient génératrice.

Pareillement, l'oosphère est l'une des huit cellules, en puissance, issues de la subdivision de la cellule mère endospermique unique ; deux de ces cellules, il est vrai, non distinctes par le protoplasme, ne tardent pas à s'unir en une seule par

le fusionnement de leurs noyaux (fig. 1079, V, *f*), pour constituer, comme l'on sait, la cellule mère de l'albumen (p. 871).

La différence, on le voit, est que, sur les huit cellules polliniques, associées deux à deux, et issues du cloisonnement de chaque cellule mère des grains de pollen, quatre deviennent génératrices, et les quatre autres restent végétatives; tandis qu'une seule cellule d'endosperme se trouve normalement appelée à devenir oosphère. Rappelons toutefois l'exception du Balanophore, où une antipode participe du même privilège que l'oosphère proprement dite.

Il y a donc parallélisme complet dans le développement des deux formations sexuées : on ne peut relever sous ce rapport, de part et d'autre, que des différences quantitatives.

2° Chez les *Gymnospermes*, non seulement la cellule mère des grains de pollen se divise en huit autres, associées deux à deux (Conifères), mais la cellule végétative de chaque grain peut, chez certaines Conifères et chez les Cycadées, s'augmenter d'une ou deux autres : il y a donc tendance à la multiplication du nombre des cellules polliniques.

Pareillement, dans la cellule mère de l'endosperme, le nombre des cellules nées du cloisonnement spécial précédemment décrit (p. 872), au lieu d'être limité à huit, comme chez les Angiospermes, augmente jusqu'à ce que le tissu produit, l'endosperme, remplisse entièrement la cavité de la cellule mère (fig. 1089, II).

Accélération du développement chez les Angiospermes. — Remarquons maintenant que, chez les Gymnospermes typiques, à grains de pollen quadricellulaires (Abiétinées, Cycadées, fig. 963), il s'opère deux cloisonnements de plus dans la grande cellule du grain de pollen, pour la constitution de la cellule génératrice mâle, mère de deux gamètes, et un seul cloisonnement de plus chez les Gymnospermes à pollen tricellulaire. Chez les Angiospermes, au contraire, c'est l'unique petite cellule du grain de pollen (fig. 1051, II, *f*), qui, directement, devient génératrice de deux gamètes.

Pareillement, les cellules d'endosperme, d'où naissent les oosphères (fig. 1089, *h*), au lieu de se constituer directement à l'état d'oosphères, comme c'est le cas pour l'unique cellule d'endosperme active des Angiospermes, sont régulièrement le siège de deux cloisonnements de plus, qui séparent, au préalable, respectivement, la cellule mère de la rosette (*k*) et

la cellule de canal (*p*), la troisième cellule (*s*) constituant seule l'oosphère, qui d'ailleurs ne se dédouble plus, comme la cellule génératrice mâle, dont elle est l'homologue et qui, elle, produit deux anthérozoïdes.

Il y a, on le voit, accélération génésique marquée chez les Angiospermes, pour la formation des cellules génératrices : conséquemment, la formation de l'œuf y est plus directe.

Homologie des termes, désignant les formations sexuelles. — On montrera plus loin, par l'étude des Cryptogames vasculaires, que les termes de *sac pollinique* et de *grain de pollen* ; d'*ovule* et de *cellule mère d'endosperme*, appliqués d'ordinaire aux Phanérogames, correspondent strictement aux termes de *microdiodange* et de *microdiode* ; de *macrodiodange* et de *macrodiode*, appliqués plus spécialement aux Cryptogames vasculaires hétérodiodées (Sélaginelle).

Contrairement à la logique, qui veut qu'une même chose soit partout désignée du même nom, nous avons évité d'employer couramment ces termes jusqu'ici, parce que les Phanérogames forment la base de notre étude ; mais nous avons toujours signalé les homologies de termes au cours des chapitres précédents.

CHAPITRE III

FORMATION DE L'ŒUF

Définition. — La *formation de l'œuf* ou phénomène de la *fécondation* consiste dans l'union d'un gamète mâle, issu de la petite cellule (ou de la plus intérieure, s'il y en a plusieurs) du grain de pollen, avec la cellule génératrice femelle ou oosphère, issue de la cellule mère de l'endosperme.

L'accomplissement de ce phénomène fondamental, qui est comme l'aboutissement de la vie de la fleur, et grâce auquel se constituent dans le pistil des germes de plantes nouvelles, se trouve assuré, grâce à tout un ensemble de phénomènes précurseurs, savoir :

1° La *déhiscence des sacs polliniques* ;

2° La *pollinisation* ou transport du pollen sur le stigmate du pistil, où il doit se développer ;

3° Enfin la *germination* du grain de pollen et sa *conduction* jusqu'à l'ovaire, ce qui permet l'arrivée du gamète mâle ou *anthérozoïde* inclus, jusqu'au gamète femelle ou *oosphère*.

La *déhiscence des sacs polliniques* ayant été précédemment étudiée (p. 853), passons à la pollinisation et à l'ensemble des phénomènes qui précèdent l'union des gamètes.

1. — Pollinisation. — La pollinisation est tantôt *directe*, tantôt *indirecte*.

Elle est directe, lorsqu'elle s'effectue entre les étamines et le pistil d'une même fleur, auquel cas les plantes nouvelles, issues des œufs, conservent les caractères de la plante mère ; indirecte, quand le pollen d'une fleur agit sur les ovules d'une autre fleur de la même plante, ou d'une plante différente de de la même espèce, ou même d'une plante d'espèce différente, mais voisine : dans ce cas, il y a *croisement*, et les plantes issues de la fécondation croisée (métis, hybrides) offrent des caractères nouveaux.

Sans pollinisation, pas d'œufs, conséquemment pas de

graines, ni même de fruits. Il suffit, en effet, de couper les étamines d'une jeune fleur (Lis, ...), avant l'anthèse et d'envelopper ensuite cette fleur d'une gaze fine, qui intercepte l'accès des pollens étrangers, amenés par le vent, pour frapper cette fleur de stérilité.

1° Pollinisation directe. — La pollinisation est nécessairement directe dans les *fleurs*, dites *cléistogames* (Vesce, Violette), c'est-à-dire dans les fleurs, qui, plus ou moins nom-

Fig. 1102.

Fig. 1103.

Fig. 1102. — Rameau florifère de Rue (*Ruta graveolens*). — *a*, étamines (l'une d'elles est infléchie sur le pistil); *b*, pétales; *c*, sépales (grand. nat.).

Fig. 1103. — *a*, fleur de Berbéride ou Épine-vinette (grossie 2 fois); les 6 étamines reposent dans la concavité des pétales; *b*, étamine, ouverte à droite (déhiscence valvulaire); *c*, jeune fruit (baie rouge); en haut, le pédicelle.

breuses sur la plante considérée, restent toujours à l'état de boutons, alors que les autres s'épanouissent normalement. Les étamines et le pistil de semblables fleurs, quoique incomplètement développés, sont cependant fertiles.

Remarquons toutefois que, chez les fleurs cléistogames, il n'y a pas à proprement parler de pollinisation, puisque le pollen germe presque toujours directement dans l'anthère pour gagner de là le stigmate.

La pollinisation peut encore être directe chez les plantes hermaphrodites à fleurs normales, quand la *maturité des anthères coïncide avec celles des ovules*, comme chez les Papilionacées (Pois, Haricot). Dans cette dernière famille, les anthères touchent d'ordinaire le stigmate lobé du pistil (fig. 949).

et y déposent le pollen, dès après leur déhiscence, plus sûrement encore quand la plante est agitée par le vent ou les Insectes butineurs.

On a vu (p. 731) que l'autofécondation est quelquefois assurée par un mouvement d'inflexion du filet des étamines, qui amène le contact entre les anthères et le stigmate (Berbéride, fig. 1103 ; Rue, fig. 1102) : les étamines syngénèses de diverses Composées (Chardons....) offrent un phénomène analogue (fig. 858).

2° **Pollinisation indirecte.** — Dans la généralité des cas, la pollinisation est indirecte, ce qui introduit des *variations* plus ou moins profondes dans la descendance des plantes.

Elle est nécessairement indirecte dans les *plantes monoïques* (Chêne, Aroïdées), où elle s'exerce entre fleurs distinctes de la même plante ou de plantes différentes, et à plus forte raison dans les *plantes dioïques* (Saule, Dattier), où ce sont toujours des fleurs de pieds différents qui interviennent.

Dichogamie. — La pollinisation est fréquemment indirecte aussi dans les plantes à fleurs hermaphrodites, parce que le pollen d'une fleur n'arrive pas à maturité, en même temps que les ovules; qu'en d'autres termes, la plante est *dichogame*. La pratique de la pollinisation artificielle montre que, dans de semblables plantes, le pollen d'une fleur est impuissant à féconder le pistil de la même fleur.

Deux cas de dichogamie peuvent se présenter.

Le plus ordinairement, ce sont les étamines qui mûrissent avant le pistil, chose naturelle, puisque, insérées moins haut que le pistil sur le réceptacle, elles naissent avant lui : il y a alors *protandrie* (Composées; Labiées : Menthe, Lamier, fig. 1104). Dans ce cas, le pollen d'une fleur ne peut agir utilement que sur le pistil d'une fleur plus âgée de l'inflorescence ou d'une autre plante de l'espèce ; de même que son stigmate, encore dépourvu du liquide nécessaire à la germination du pollen, ne pourra recevoir utilement que le pollen d'une fleur plus jeune.

Dans le second cas, celui de la *protogynie*, c'est le pistil qui achève le premier son développement, et son stigmate cesse d'être apte à recevoir le pollen de la même fleur, lorsque s'ouvrent les anthères : ce dernier doit donc agir sur le pistil d'une fleur plus jeune.

Plantes anémophiles et entomophiles. — Dans les fleurs protandres ou protogynes, ainsi que dans les plantes monoïques, la pollinisation peut être réalisée par la simple chute du pollen, comme dans le spadice de l'Arum ou Gouet (fig. 742), dans lequel les fleurs mâles (II, *c*) sont situées au-dessus des fleurs femelles (*d*).

Mais le plus ordinairement, et nécessairement dans les plantes dioïques, l'apport du pollen d'une fleur sur les papilles stigmatiques d'une autre, plus ou moins éloignée, comporte une intervention étrangère, soit celle

Fig. 1104. — Lamier blanc. — *a*, feuilles opposées ; *b*, glomérules de fleurs labiées.

du *vent*, soit celle des *Insectes ;* d'où la distinction des plantes *anémophiles* (Conifères) et *entomophiles* (Composées, Labiées).

Une même plante peut d'ailleurs offrir les deux caractères à la fois.

Sont essentiellement anémophiles les plantes à fleurs unisexuées, ordinairement apétales, comme les Conifères (Pin), les Amentacées (Hêtre, Bouleau), divers Palmiers (Dattier), etc. ; chez elles, la grande perte de pollen, inévitable au cours de la dissémination, est compensée par une production énorme de cette poudre fécondante.

Le transport du pollen de nos Conifères (Sapin) se fait particulièrement bien (fig. 1060), en raison de la présence, sur chaque grain, de deux ballonnets latéraux, remplis d'air, et dus au boursouflement de l'exine cutinisée.

Chez les Amentacées, la pollinisation précède la foliation, ce qui est aussi une circonstance favorable à la bonne marche du phénomène.

Sont plus spécialement entomophiles les fleurs nectarifères et odoriférantes (Thym, Lavande, fig. 1105), visitées par des Insectes déterminés (Abeilles, Bourdons, Papillons), qui y recherchent leur nourriture.

Attirés par le parfum et peut-être aussi par l'éclat des corolles, ces Insectes, tout en recueillant le nectar, se chargent de pollen qu'ils peuvent ensuite transporter sur le pistil d'autres fleurs de même espèce, ce qui en fait les agents inconscients de la pollinisation indirecte.

Dans les Labiées (Lamier, Sauge, Mélisse), par exemple, plantes généralement protandres, l'Insecte engage plus ou moins profondément sa tête dans le tube de la corolle, en relevant l'abdomen (fig. 932). Par l'agitation de la plante ou le contact direct des anthères, son dos se couvre de pollen, qu'il ira, par une répétition en quelque sorte automatique des mêmes mouvements, déposer sur le stigmate d'une autre fleur.

Fig. 1105. — Lavande (*Lavandula Spica*, Labiée), plante entomophile (grand. nat.).

Ce sont encore les Insectes mellifères qui se chargent du transport, de fleur à fleur, des pollinies d'Orchidées (p. 860) et plus généralement des pollens visqueux. Les pollinies des Orchidées (fig. 1106) sont, on le sait, reliées à un renflement gélatineux ou *rétinacle* (*d*) du lobe antérieur ou *rostelle* du stigmate par un prolongement, dit *caudicule* (*b*). Or, en même temps que l'Abeille ou la Guêpe enfonce sa languette dans la région stigmatique de la fleur pour recueillir le nectar, les pollinies s'attachent à sa tête, grâce au rétinacle mucilagineux ; dans cette position, elles sont transportées par l'Insecte sur une autre fleur de même espèce, où, par suite de la répétition du mouvement, elles pourront adhérer au stigmate du pistil.

Fig. 1106. — *a*, pollinie d'Orchidée : *b*, caudicule : *d*, rétinacle ; *c*, rostelle.

Fleurs hétérostylées. — Dans certaines plantes hermaphrodites non dichogames, chez lesquelles la pollinisation est par conséquent directe, il peut y avoir aussi pollinisation indirecte, tout comme si la plante était dioïque.

C'est ce qui a lieu dans diverses plantes à *fleurs hétérostylées*, comme la Primevère, la Salicaire, le Lin à grandes fleurs, le Sarrasin, etc.

1° Dans les Primevères, par exemple (fig. 1107), il existe deux formes de

fleurs par espèce, l'une à style court ou *brachystylée* (fig. 1108, I), l'autre à style long ou *dolichostylée* (II).

Outre la pollinisation directe (*c*, *d*), qui s'accomplit entre éléments d'une même fleur, il s'effectue ici, entre plantes de forme différente, une double pollinisation croisée, par l'intermédiaire des Insectes, savoir : des longues étamines aux longs carpelles (*a*), et inversement (*b*), comme si l'on avait affaire à des plantes dioïques. L'Insecte qui visite la fleur brachystylée emporte en effet sur son dos le pollen des longues étamines (fig. 1107), et à sa bouche le pollen des étamines incluses, si c'est une fleur dolichostylée. Comme ses mouvements restent les mêmes à chaque visite, il

Fig. 1107.

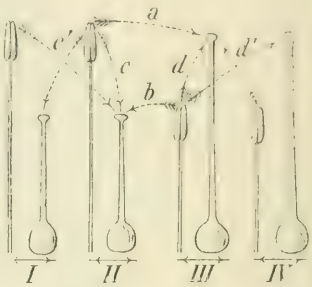


Fig. 1108.

Fig. 1107. — Fleur de Primevère ; forme brachystylée. — *a*, calice gamosépale renflé ; *b*, corolle portant sur son tube les cinq étamines, opposées aux pétales ; on voit, dans l'ovaire, le placenta central couvert d'ovules.

Fig. 1108. — Schéma des divers cas de pollinisation dans la Primevère. — I, II, fleurs brachystylées ; III, IV, fleurs dolichostylées ; *c*, *d*, pollinisation directe ; *a*, *b*, pollinisation indirecte entre formes différentes de fleurs ; *c'*, *d'*, pollinisation indirecte entre fleurs de même forme.

a toute chance de communiquer le premier pollen au stigmate du pistil exserte, et le second au stigmate du pistil inclus.

Il peut y avoir, en outre, comme dans les plantes hermaphrodites homostylées, pollinisation croisée entre fleurs distinctes de même forme (*c'*, *d'*), ce qui fait en tout six modes de pollinisation.

On a constaté que le nombre de graines de Primevère obtenues est plus grand, dans le cas de fleurs homostylées, avec le croisement (*c'*) entre les longues étamines et les carpelles courts qu'avec le croisement contraire (*d'*) ; plus grand, dans le cas de fleurs hétérostylées, avec le croisement entre étamines et carpelles courts (*b*) qu'avec le croisement contraire (*a*) : mais la fécondité des plantes issues de ces graines métisses l'emporte dans ces derniers croisements (*a*, *b*), entre organes de même taille, par rapport aux croisements *c'*, *d'*, entre organes inégaux.

2° Les fleurs de la Salicaire (*Lythrum Salicaria*) sont trimorphes (fig. 1109) et caractérisées respectivement par un style long (*A*), moyen (*B*), et court (*C*).

Les étamines, au nombre de douze, forment deux verticilles de six, de longueur fort inégale, non seulement dans une fleur donnée, mais encore de fleur à fleur. Les six groupes d'étamines de trois fleurs différentes se répartissent en deux groupes de longues étamines (*c*), deux groupes de moyennes (*b*) et deux de courtes, ces dernières incluses dans la corolle. Chacun de ces six pollens pouvant tomber sur chacun des trois stigmates, on voit qu'il peut se produire en tout dix-huit croisements différents.

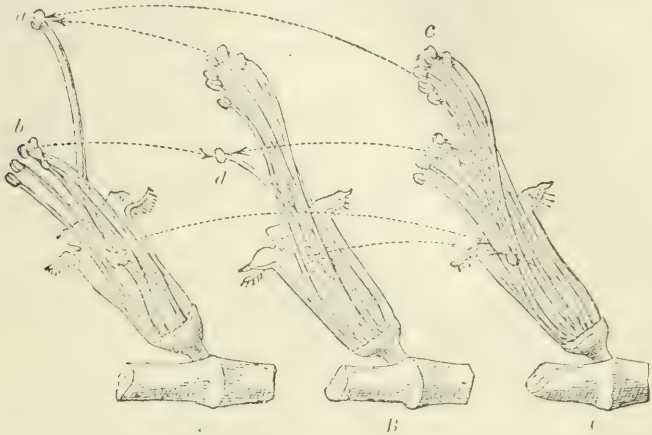


Fig. 1109 à 1111. — Fleurs trimorphes de la Salicaire (*Lythrum Salicaria*) : *A*, forme à style long; *B*, forme à style intermédiaire; *C*, à style court. — Dans la forme *C*, les deux verticilles de six étamines dépassent le stigmate; les moins longues ont leur filet blanc et leur pollen jaune; les plus longues ont les filets roses et le pollen vert. — Dans la forme *A*, l'un des verticilles se trouve inclus dans la corolle; l'autre (*b*) atteint la longueur des courtes étamines de *C*; toutes ont du pollen jaune. — Dans la forme *B*, il y a de même un verticille inclus; mais l'autre atteint la taille des plus longues étamines de *C*, et la couleur en est la même. — Les flèches indiquent les croisements féconds (Darwin).

Les flèches de la figure 1109 indiquent seulement les croisements entre étamines et pistils de même taille, qui sont les plus féconds.

Rôle du parfum et de l'éclat des fleurs dans l'attraction des Insectes. — Les Insectes sont guidés dans la recherche de leurs fleurs préférées par leur perception délicate des *odeurs*; la vision des *couleurs* n'intervient qu'accessoirement.

1° Pour ce qui est des couleurs, on peut remarquer, par exemple, que dans les diverses espèces d'un genre donné, plus les corolles sont grandes et brillantes, plus elles attirent d'Insectes. Une fleur de Lobélie ou de Campanule, privée de corolle, est beaucoup moins visitée par les Abeilles qu'une fleur intacte.

Dans de nombreuses Composées radiées (Marguerite, fig. 910, Camomille), plantes essentiellement entomophiles, les fleurs périphériques ligulées sont unisexuées, ou stériles par avortement. Or, ce sont elles qui offrent la corolle la plus développée, et son éclat ne peut que contribuer à signaler les inflorescences aux Insectes.

Si l'on vient à déposer une Abeille, préalablement marquée de cou-

leur et par suite reconnaissable, sur un disque rouge enduit de miel, elle s'envole, puis revient régulièrement butiner ; mais elle y revient aussi, quand on substitue à ce disque, un autre disque sans miel, ce qui semble indiquer que l'Insecte est guidé par la couleur. Toutefois, l'œil de l'Abeille est très inégalement sensible aux diverses nuances, puisqu'un disque bleu miellé, placé auprès d'un disque rouge intact, n'est pas autant visité par l'Insecte que ce dernier.

2° Dans le plus grand nombre des cas, ce sont surtout les parfums exhalés par la plante qui attirent les Insectes ; car, si l'on vient à masquer une fleur odoriférante en tout ou en partie, le nombre des visites n'est pas sensiblement diminué.

Ainsi, un capitule intact de Dahlia simple n'attire pas plus d'Insectes (Bourdons ; Papillons : Vanesse) que le même capitule dont les languettes périphériques ont été masquées par un disque de papier blanc, ou noir, ou monochromatique, les fleurs tubuleuses centrales seules restant libres. Si ces dernières sont, elles aussi, recouvertes d'un papier, ou d'une feuille verte de la plante, après quelques hésitations, l'Insecte retrouve les fleurs, en passant par-dessous l'obstacle.

Un massif de Dahlia, comprenant 37 capitules, masqués, comme il vient d'être dit, avec des feuilles vertes, a été visité 70 fois en une heure. Ici, on ne peut invoquer, ni la forme, ni la couleur de la fleur, mais seulement le sens olfactif, si délicat chez divers Insectes.

On a du reste constaté que des fleurs artificielles, imprégnées de parfums et placées auprès de fleurs naturelles de même forme, et de même nuance, mais inodores, attirent plus d'Insectes que ces dernières.

Il va de soi que, dans les plantes à floraison hivernale (Hellébore), ou printanière très précoce (Galanthe ou Perce-neige, divers Safrans), l'agitation de la plante, le vent, etc., sont les seules causes de pollinisation.

Pollinisation artificielle. — Indépendamment de la pollinisation naturelle ou normale, dont il vient d'être parlé, il y

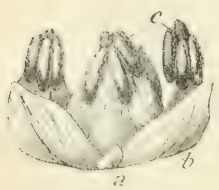


Fig. 1112.

Fig. 1113.

Fig. 1114.

Fig. 1112. — Fleur mâle, grossie, du Dattier. — *a*, calice ; *b*, corolle ; *c*, les six étamines.

Fig. 1113. — Diagramme d'une fleur staminée du Dattier. — Formule florale : 3S + 3P + 3E + 3E'.

Fig. 1114. — Diagramme d'une fleur pistillée. — Formule : 3S + 3P + [3C].

a lieu de distinguer la *pollinisation artificielle*, pratiquée par l'Homme, soit dans le but de suivre plus commodément la marche des tubes polliniques dans le style et de déterminer le

temps nécessaire à leur arrivée jusqu'aux ovules (p. 900), soit dans un but horticole pour créer de nouvelles variétés par pollinisation croisée, soit enfin pour assurer plus sûrement la fécondation et obtenir le plus de fruits possible, cas applicable surtout aux plantes dioïques.

C'est ainsi que les Arabes saupoudrent chaque année de pollen les inflorescences des pieds femelles du Dattier (fig. 1114). A cet effet, ils secouent sur ces dernières les régimes de fleurs à étamines (fig. 1112), cueillis au moment de la déhiscence des anthères : la fructification est de la sorte aussi abondante que possible.

Pollinisation chez les plantes aquatiques : Vallisnérie. — Chez les plantes aquatiques, la fleur vient d'ordinaire s'épa-

Fig. 1115. — *A*, fleur pistillée grossie, sans le pédicelle, arrivée à la surface ; à côté, fleurs à deux étamines (l'étamine postérieure avortée), flottantes. — *B*, plant femelle, à pédicelles floraux enroulés (après la fécondation). — *C*, inflorescence mâle jeune, entourée de sa spathe. — *D*, fleur à pistil (trois carpelles, trois placentas pariétaux) (Costantin).

nouir à la surface, dans l'air ; mais l'éclosion, et par suite la fécondation, peuvent fort bien aussi s'effectuer au sein de l'eau. On a des exemples d'une semblable adaptation au milieu aquatique chez les Zostères, les Naïades et les Zannichellies, plantes monocotylédones, ces deux dernières d'eau douce.

Parmi les plantes submergées, la Vallisnérie, plante monocotylédone dioïque, à feuilles longues et étroites, toutes à la base (fig. 1115, *B*), se distingue, ainsi du reste que quelques

autres Hydrocharidées, comme l'Elodée du Canada, par le singulier mécanisme qui prélude à la pollinisation.

Dès après l'ouverture de la spathe (*C*) qui les abritait, les fleurs staminées très petites des pieds mâles rompent leurs liens et, encore fermées, s'élèvent à la surface de l'eau, grâce à la bulle d'air qu'elles renferment ; là, elles s'épanouissent. Pendant ce temps, le pédicelle des fleurs à pistil (*D*) s'allonge démesurément, au point d'élever ces fleurs dans l'air (*A*), où elles aussi éclosent.

Dans ces conditions, le pollen des fleurs mâles, qui voguent à l'entour des fleurs pistillées, peut exercer sa fonction.

Aussitôt la pollinisation effectuée, le pédicelle floral se contracte (*B*) et s'enroule en spirale, pour submerger à nouveau la fleur, maintenant apte à fructifier.

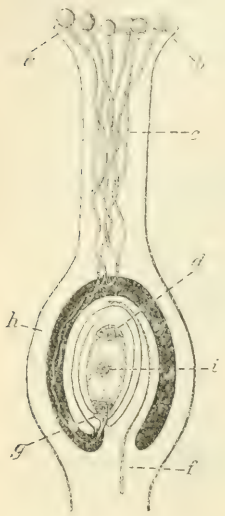


Fig. 1116. — Formation des œufs. — *a*, stigmate; *b*, pollen en germination; *c*, tubes polliniques dans le style; *d*, cellules antipodes; *i*, noyau de la cellule mère de l'albumen; *f*, faisceau vasculaire, se prolongeant dans le tégument externe de l'ovule; *g*, oosphère et terminaison du tube pollinique; *h*, ovaire.

2. — Germination du pollen. — La germination du pollen s'effectue d'ordinaire très rapidement dans le liquide stigmatique (fig. 1116) ; le tube pollinique, aussitôt formé, s'engage dans le tissu conducteur du style (p. 832).

On a vu déjà que ce développement a lieu aussi dans un milieu artificiel convenable (eau sucrée, eau pure, p. 862), pourvu que la température et l'aération soient convenables, et que les germes étrangers (spores de Moisissures et de Bactéries) ne prennent pas l'avance et n'étouffent pas la végétation du pollen.

Dans l'un et l'autre cas, les transformations qui s'accomplissent dans le tube pollinique sont les mêmes.

Ce n'est généralement que pendant un temps restreint que le stigmate reste apte à recevoir utilement le pollen, pendant une journée par exemple, ou seulement pendant quelques heures; après quoi, les tubes polliniques formés étant déjà engagés dans le style, le stigmate se flétrit.

Les stigmates globuleux (fig. 1117) ou plans sont plus particulièrement exposés à l'envahissement par les germes perturbateurs étrangers ; le pollen est au contraire très efficacement protégé dans les espèces à stigmates lobés, comme ceux du Mimulus (fig. 1118), et du Bignone, où les deux lèvres de l'organe se rapprochent l'une de l'autre après la pollinisation, et même directement sous l'action d'un contact (p. 746).

Considérons séparément la germination du pollen chez les Angiospermes et chez les Gymnospermes.

1° Tube pollinique des Angiospermes. — A mesure que le liquide dans lequel baigne le pollen est absorbé par le corps

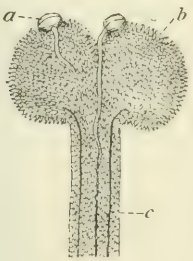


Fig. 1117.

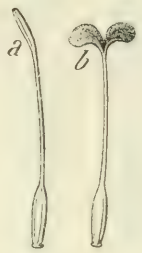


Fig. 1118.

Fig. 1117. — Stigmate de Mouron (*Anagallis*, Primulacée) ; *c*, style ; *b*, papilles stigmatiques ; *a*, grains de pollen en voie de germination.

Fig. 1118. — Pistule de Mimule. — *b*, les deux lobes stigmatiques écartés, avant la pollinisation ; *a*, les mêmes, rapprochés, après.

protoplasmique et que la turgescence intérieure s'accroît, l'intine, cellulosique et vivante, de la cellule végétative s'accroît (fig. 1119, I), et comme l'exine cutinisée et inerte résiste à la pression, l'intine fait bientôt hernie au travers d'un pore ou d'un pli de cette dernière : telle est l'origine du *tube* ou *boyau pollinique* (*d*).

Un seul et même grain peut donner de la sorte plusieurs tubes (Malvacées) ; mais généralement l'un d'eux prend l'avance, et les autres avortent.

Les réserves nutritives préexistantes (amidon, sucre, épaississements de cellulose, fig. 1058, *c*) sont peu à peu utilisées à ce développement ; mais il peut aussi s'en former de nouvelles, par métamorphose des principes alimentaires, puisés par le tube dans le milieu ambiant.

En effet, divers tubes polliniques, cultivés dans l'eau sucrée, ou sur de la gélose sucrée, se bourrent bientôt d'amidon (fig. 1122). Il en est ainsi, par exemple, de ceux de la Mauve et d'autres Malvacées, non seulement en culture, mais encore au cours de leur descente dans le style; dans ce dernier cas, par action préalable de l'eau iodée sur les coupes longitudinales de l'organe, il devient possible de mieux suivre la marche des tubes jusqu'aux ovules.

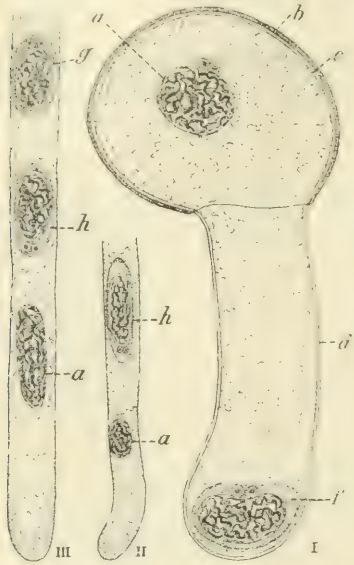


Fig. 1119 à 1121.

Fig. 1122.

Fig. 1119 à 1121. — Tube pollinique du Lis Martagon. — I, grain de pollen en germination : *a*, noyau végétatif; *b*, exine; *c*, intine, allongée en tube (*d*); *f*, cellule génératrice mère (gr. : 600). — II, portion terminale du tube; *h*, cellule génératrice; *a*, noyau végétatif en régression. — III, *g*, *h*, les deux gamètes, nés de II, *h* (Guignard).

Fig. 1122. — Tube pollinique d'Epicéa (*Picea vulgaris*). — *a*, cellule stérile; *b*, les deux gamètes; *c*, ballonnets latéraux réticulés du grain de pollen; *d*, tube pollinique avec amidon de néoformation; *f*, noyau végétatif.

Le tube pollinique acquiert en définitive, selon le développement du style, une longueur très variable, qui s'élève à 6-7 centimètres dans le Lis, à 10 dans le Safran, et jusqu'à 28 centimètres dans certains Cierges (*Cereus* : Cactées), où les fleurs (p. 781) atteignent jusqu'à 35 centimètres de longueur.

Modifications de structure du contenu ; formation des deux

gamètes. — Le protoplasme végétatif se présente en réseau d'autant plus serré qu'on se rapproche davantage du sommet du tube (fig. 1122) ; à proximité du sommet se trouve d'ordinaire le noyau végétatif (fig. 1119, II, *a*).

La cellule génératrice, elle, se détache plus ou moins tôt de la membrane cellulosique du grain de pollen pour s'engager dans le tube. Dans le Lis, elle se maintient derrière le noyau végétatif, à peu de distance (II, *h*), et offre alors une forme ovoïde ; ses sphères directrices sont placées en avant du noyau ; son protoplasme propre, séparé simplement du protoplasme végétatif par une membrane albuminoïde, continue à se distinguer de ce dernier par la grande intensité avec laquelle il absorbe les colorants, et il en est de même de son noyau.

Dans un même pollen, la cellule génératrice peut d'ailleurs précéder (fig. 1119, I, *f*) ou suivre (II, *h*) le noyau végétatif (*a*).

Tandis que ce dernier va en s'allongeant et en s'amincissant de plus en plus, jusqu'à ne plus se laisser reconnaître, déjà avant la fécondation, la cellule génératrice, au contraire, subit une bipartition (fig. 1119, III, *h*, *g*). C'est d'abord le noyau qui se divise, en présentant nettement, au stade de la plaque nucléaire, les douze chromosomes caractéristiques des cellules sexuelles du Lis ; puis le protoplasme se scinde en deux moitiés, ce qui donne deux *cellules semblables*, incluses dans le tube. Ce sont là les deux *gamètes*, homologues, bien que non ciliés, des *anthérozoïdes* des Cryptogames vasculaires, et que l'on peut dès maintenant désigner de ce nom.

Or, *le plus antérieur* seul de ces anthérozoïdes (*h*), avec ses deux sphères directrices dirigées en avant, constitue la *cellule génératrice mâle définitive*, appelée à s'unir à l'oosphère : l'autre, bien que doué de la même structure et des mêmes propriétés chromatiques, paraît le plus souvent se résorber. Cette disparition s'effectue d'ordinaire après celle du noyau végétatif, par exemple lors de la fusion des cellules sexuelles au sommet de la cellule mère d'albumen.

Toutefois, il a été reconnu récemment que, dans le Lis Martagon et quelques autres plantes, ce *second anthérozoïde*, au lieu de se détruire, *va, au moment de la formation de l'œuf, s'unir au noyau, déjà géminé, de la cellule mère de l'albumen* (fig. 1136, II, *g*) ; en sorte que, chez ces plantes, cette cellule mère, à noyau triple fusionné, se constitue par une sorte de fécondation, comme l'œuf lui-même (p. 909).

On ignore encore dans quelle mesure le second gamète

des autres plantes, considéré jusqu'ici comme éphémère, se comporte de la sorte.

La difficulté inhérente à l'étude de la marche des gamètes mâles, lors de l'arrivée du tube pollinique au fond du micropyle, permet de penser qu'un phénomène aussi particulier, relatif à une cellule sexuelle dont l'existence est générale, n'est pas limité seulement à quelques espèces.

Marche du tube pollinique dans le pistil. — Dans le pistil, les tubes polliniques, constitués comme il vient d'être dit, descendent dans le style, soit au travers des membranes gonflées et amollies du tissu conducteur (fig. 1013), si le style est plein (fig. 1116 et 1117), soit simplement en longeant sa paroi s'il est creux (Pois) ; ils poursuivent ensuite leur marche le long des placentas et finalement, guidés par les papilles épidermiques de ces derniers (fig. 1013, II), ils pénètrent isolément dans les ovules par le micropyle. Autant d'ovules à féconder, autant de tubes polliniques nécessaires, du moins pour une complète fécondation.

On a vu plus haut que le tube pollinique se charge parfois de granules amylacés pendant son parcours stylaire ; cette réserve provient alors de la transformation des principes nutritifs qu'il emprunte au tissu conducteur. Dans ce cas, le tube pollinique apparaît nettement sous forme d'une traînée bleue dans les coupes longitudinales, préalablement traitées par l'eau iodée (Malvacées, Cactées, etc.).

Temps nécessaire au développement. — Le temps qui s'écoule, entre le moment de la pollinisation et l'arrivée du tube pollinique aux ovules, dépend à la fois de la nature de la plante et de la longueur du style.

Pour les styles qui ne dépassent pas un centimètre, il ne faut d'ordinaire pas plus d'un ou deux jours ; parfois, le même temps suffit pour des styles beaucoup plus longs, comme celui du Safran, qui peut atteindre dix centimètres.

Chez les Cactées (Cierge, Phyllocactus), les Orchidées, etc., ce n'est qu'au bout de plusieurs semaines que les tubes polliniques arrivent à franchir la distance qui sépare le stigmate des ovules.

En pratiquant des pollinisations artificielles sur la vaste fleur d'un Cierge (*Cereus nycticulus*), on a constaté qu'au bout d'environ un mois le vingtième seulement des ovules, soit une centaine sur environ 2000 que renferme l'ovaire, étaient pourvus d'un tube pollinique, la longueur du style ayant été, dans un cas, d'environ 28 centimètres.

Chez les Phyllocactus, où les fleurs sont moins grandes, c'est quinze jours environ après le dépôt du pollen sur le stigmate, pratiqué dès le début de l'épanouissement de la fleur (comme dans la pollinisation naturelle) que les premiers tubes arrivent au micropyle.

Résumé. — En résumé, chez les Angiospermes, le tube pollinique provient de l'allongement de la cellule végétative. La cellule mâle primordiale du grain chemine dans son protoplasme et y constitue, par une bipartition, deux gamètes non ciliés, dont l'un est la cellule génératrice définitive, portant ses deux sphères directrices en avant du noyau, tandis que l'autre, ou bien se résorbe, ou bien se fusionne au noyau de la cellule mère de l'albumen (Lis.). Ces gamètes sont les homologues des anthérozoïdes des Cryptogames vasculaires.

2° **Tube pollinique des Gymnospermes.** — Chez les Gymnospermes, il n'y a, comme l'on sait, ni style, ni stigmate aux carpelles. Le pollen, très abondant chez ces plantes, tombe directement dans le tube micropylaire des ovules et va s'accumuler dans la chambre pollinique du sommet du nucelle, où il trouve les conditions nécessaires à son développement (fig. 1005 et 1089, *a*).

Au moment de la germination, la grande cellule, purement végétative, s'allonge en tube pollinique, comme celle des Angiospermes, et renferme par conséquent à l'origine un noyau unique (fig. 1122, *f* et 1123, *c*).

D'autre part, la petite cellule (If. Genévrier), ou la plus intérieure des petites cellules, s'il y a des cellules stériles (Pin), produit pareillement, en règle générale, deux gamètes ou anthérozoïdes par une bipartition,

1° *Pinées.* — Voici, par exemple, comment les choses se passent dans l'Épicéa ou Pesse (*Picea excelsa*).

Le tube pollinique (fig. 1122), qui se charge d'amidon pendant son développement intrastylaire, aussi bien du reste qu'en milieu nutritif (gélose sucrée....), présente, quelque part en avant, le noyau (*f*) de la grande cellule végétative.

A la base du tube se trouvent deux cellules stériles écrasées, non apparentes dans la figure 1122, mais représentées pour le Pin dans la figure 1123 (*b*), et une cellule vivante arrondie (fig. 1123, *a*). Celle-ci se divise d'abord en deux autres : l'une d'entre elles (fig. 1122, *a*) résorbe son protoplasme et, réduite à son noyau, s'engage dans le tube ; l'autre, plus intérieure, seule active, se subdivise définitivement en deux gamètes (fig. 1122, *b*). Ceux-ci s'isolent entièrement l'un de l'autre et se portent petit à petit vers le sommet du tube pollinique, devancés par le noyau stérile précédent, ainsi que par le noyau de la cellule végétative.

La petite cellule vivante se divise ici, en somme, en trois autres, dont les deux plus intérieures sont les gamètes. Le développement est le même pour l'unique petite cellule des Cupressées (Cyprès, Genévrier, voy. plus bas).

Fig. 1123.

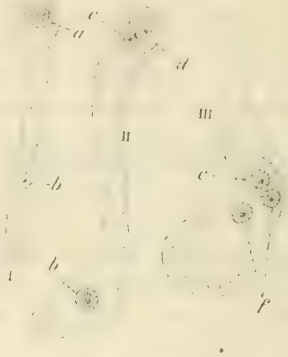


Fig. 1124.

Fig. 1125.

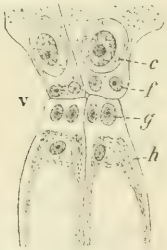


Fig. 1126.

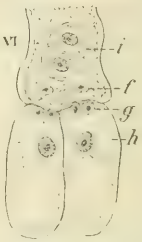


Fig. 1127.

Fig. 1123. — *d*, tube pollinique de Pin (*Pinus strobus*), extrait du nucelle par dissection; *c*, noyau végétatif; *a*, cellule génératrice mère; *b*, cellules stériles écrasées.

Fig. 1124 à 1127. — Tube pollinique du Genévrier (*Juniperus communis*). — I, *a*, cellule génératrice; *b*, noyau végétatif. — II, *c*, cellule mère des gamètes; *d*, cellule stérile. — III, *f*, noyau de la précédente cellule et noyau végétatif; *c*, cellule mère. — IV, mêmes éléments au bout du tube dilaté. — V, deux tubes polliniques, appliqués sur deux archégones; *g*, rosette; *h*, oosphère. — VI, un seul tube sur deux archégones; *i*, formation des deux gamètes; *f*, noyaux en régression (Belajeff).

Les corpuscules ou archégones des Pinées étant séparés les uns des autres dans l'endosperme, il faut autant de tubes polliniques que d'archégones pour une fécondation complète; mais, comme ceux-ci ne renferment chacun qu'une oosphère, l'un des gamètes mâles de chaque tube se trouve inutilisé.

2° *Cupressées et Taxées.* — Dans l'If (Taxée) et le Genévrier (Cupressée) (fig. 1124), le grain de pollen en voie de germination est bicellulaire.

Lorsque la grande cellule s'est allongée en tube (I) au sein de l'ovule, dont il est possible de l'extraire par une dissection pratiquée à l'aiguille au microscope, la petite cellule (*a*) se subdivise en deux autres (II, *c*, *d*), et *c'est la plus intérieure* (*c*) *de ces deux petites cellules qui seule devient génératrice.*

A cet effet, elle se détache de la voisine, devient ovoïde, et s'avance dans le tube jusqu'à son sommet (III, *c* et IV), bientôt suivie de la seconde petite cellule, préalablement réduite au noyau (III, *f*, à droite).

Là, s'il s'agit de l'*If*, le noyau propre de la cellule génératrice (*c*) se subdivise une nouvelle fois en deux autres, l'un axile, qui est le noyau générateur définitif, l'autre pariétal, destiné à être éliminé. Le noyau de la grande cellule, ainsi que celui de la petite cellule extérieure (III, *f*), ne prennent aucune part non plus à la formation de l'œuf, et se résorbent plus ou complètement. Seule donc, la cellule (III, *c*), préalablement réduite par élimination d'une partie de la substance nucléaire, est appelée à se fusionner avec l'oosphère.

On voit que, dans l'If, la cellule génératrice mâle, au lieu de former comme à l'ordinaire deux gamètes, reste en définitive simple.

S'il s'agit du *Genévrier*, les choses se passent de la même manière, à cette différence près que la cellule génératrice mère (fig. 1126, *c*) se subdivise entièrement en deux autres cellules (fig. 1127, *i*), représentant les gamètes. Comme les corpuscules ou archégones (*h*) sont placés côte à côte, et qu'un seul tube pollinique peut en recouvrir deux en s'évasant (fig. 1127), les deux gamètes peuvent ici féconder chacun une oosphère.

Plusieurs semaines sont d'ordinaire nécessaires au développement entier des tubes polliniques chez les Gymnospermes.

Par exception, dans les Conifères où le fruit ne mûrit que la seconde année (Pin), les tubes polliniques, après s'être d'abord développés normalement, s'arrêtent plus ou moins profondément dans le nucelle, pour y demeurer à l'état de vie latente, jusqu'au commencement de l'été suivant ; puis seulement ils reprennent leur marche vers la rosette, qui surmonte l'oosphère de l'archégone.

Formation d'anthérozoïdes ciliés dans le tube pollinique du Ginkgo et du Cycas. — Dans la généralité des Gymnospermes et dans toutes les Angiospermes, les deux gamètes mâles offrent la forme de cellules ordinaires, arrondies ou ovoïdes, parfois cependant allongées et contournées en tire-bouchon (Lis) : mais ils sont dépourvus de cils locomoteurs. Ces éléments n'en sont pas moins doués de motilité propre, puisqu'ils se transportent le long du tube pollinique.

Chez le Ginkgo (*Ginkgo biloba*), Conifère arborescente de la tribu des Taxées, reconnaissable à ses feuilles longuement

pétiolées, à limbe élargi et échancré à son sommet, et chez le Cycas (*Cycas revoluta*), de nombreux cils vibratiles se constituent sur les gamètes (fig. 1132, II), et l'on se trouve là en présence de *deux véritables anthérozoïdes* dans le tube pollinique, ce qui établit jusqu'à l'évidence le lien entre les Cryptogames vasculaires, toujours pourvues de gamètes mâles ciliés, et les Gymnospermes, et par suite aussi les Angiospermes. Par extension, on applique ce même nom d'anthé-

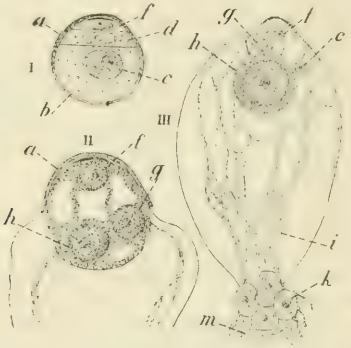


Fig. 1128 à 1130. — I, grain de pollen du Ginkgo (*Ginkgo biloba*) : *a*, exine cutinisée, formant une simple calotte ; *b*, membrane cellulosique ; *c*, noyau végétatif ; *d*, cellule mère des anthérozoïdes ; *f*, cellule stérile (une autre est écrasée contre *a*) (gr. : 500). — II, base du tube pollinique ; le noyau générateur se divise en deux, dont un définitif (*h*) et un expulsé (*g*). — III, tube pollinique ; *i*, son protoplasme contracté ; *c*, son noyau, revenu à la base ; *k*, cellules de la paroi de la chambre pollinique, entre lesquelles s'insinuent les crampons (*m*) du tube ; *h*, cellule génératrice ; le reste, comme précédemment (gr. : 120) (Hirasé).

rozoïdes aux gamètes homologues, non ciliés, des Phanérogames autres que les deux genres précités.

Ovule du Ginkgo. — Dans l'ovule du Ginkgo, orthotrope et unitegminé, comme à l'ordinaire, une chambre pollinique (fig. 1132, III, *a*) se constitue, par dissociation du parenchyme, au sommet du nucelle ; cette chambre, qui prolonge inférieurement le tube micropylaire, renferme un peu de liquide au moment de la pollinisation, et c'est contre sa paroi que germent les grains de pollen que le vent y amène.

Plus tard, la chambre, agrandie inférieurement du côté de l'endosperme et par suite plus rapprochée des archégones, se ferme dans sa région supérieure (IV). Au niveau de la fermeture, le parenchyme prend l'aspect d'une petite éminence brune (*c*), qui plus tard disparaît.

Les tubes polliniques, alors en voie de développement contre la paroi de la chambre, maintenant close, enfoncent un peu leur sommet dans la voûte de cette dernière : là, au lieu de rester simples, comme à l'ordinaire, ils se ramifient en manière de crampons fixateurs (IV, *a*). La base du tube (*b*), encore couverte de l'exine cutinisée, fait au contraire hernie dans la cavité de la chambre. Abstraction faite des crampons, le tube pollinique offre alors l'aspect d'un renflement ovoïde, à peine deux ou trois fois plus long que large (fig. 1128, III).

On sait déjà qu'à la base se trouvent, de dedans en dehors : la cellule génératrice (fig. 1128, *d*), une cellule stérile encore vivante (*f*) et une troisième cellule, écrasée contre la paroi :

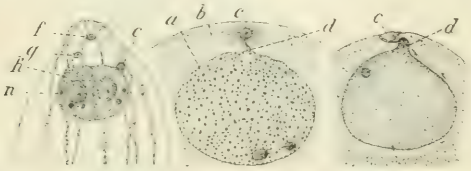


Fig. 1131. — Tube pollinique de Ginkgo. — I, la cellule mère (*h*) est divisée en deux ; *n*, sphère directrice unique ; le reste, comme précédemment (gr. : 90). — II, *a*, noyau ; *b*, protoplasme de la partie latérale d'une des deux cellules précédentes ; *c*, sphère directrice ; *d*, éminence du noyau (gr. : 450). — III, *d*, bec nucléaire plus marqué, uni au centrosome (*c*) (Hirasé).

le grain de pollen mûr est donc quadricellulaire. Or, c'est à cette même base que subsiste aussi la cellule génératrice des deux anthérozoïdes (fig. 1132, V, *b*), au lieu de se transporter, comme à l'ordinaire, au sommet du tube : il y a ici, en d'autres termes, *basigamie*, et non acrogamie (p. 877).

Les anthérozoïdes naissent de la manière suivante.

La cellule génératrice mère subdivise une première fois son noyau en direction transversale (fig. 1128, II), après écartement des deux sphères directrices : l'un de ces noyaux (*g*) est éliminé et se résorbe, tandis que l'autre gagne le centre de la cellule (II et III, *h*). Une nouvelle et dernière division de ce noyau restant ne tarde pas à se produire (fig. 1131, I) ; après quoi, une cloison protoplasmique, dirigée suivant l'axe même du tube, délimite les deux cellules mâles définitives (*h*) ou anthérozoïdes.

La sphère directrice (*n*), qui accompagne latéralement chaque noyau, reste ici simple.

A ce moment, l'accroissement très actif de l'endosperme provoque la rupture du parenchyme du nucelle qui confine à la chambre ; puis l'endosperme se développe en une sorte de colonnette (fig. 1132, V, *d*), qui va rejoindre l'éminence nucellaire brune (*c*), située au fond du micropyle.

Lors de la transformation des deux cellules génératrices, qui jusqu'ici (fig. 1131, I, *h*) ressemblent à celles des Gymnospermes ordinaires, en anthérozoïdes, le centrosome de l'unique sphère directrice s'étire et se raccorde au noyau (fig. 1131, II, III, *cd*), lequel offre alors une proéminence arquée, en forme

Fig. 1132. — Anthérozoïdes du Ginkgo. — I, *a*, calotte cutinisée ; *h*, les deux anthérozoïdes presque mûrs, à noyau bien distinct ; *f* et *g*, comme précédemment (gr. : 160). — II, un anthérozoïde, prêt à sortir du tube ; *a*, cils ; *b*, appendice caudal, non encore déployé ; *c*, noyau (gr. : 260). — III, *a*, chambre pollinique du nucelle, avec grains de pollen en germination (gr. : 24). — IV, *a*, crampons du tube pollinique (*b*) ; *c*, protubérance brune ; *d*, nucelle. — V, *a*, portion supérieure du nucelle âgé ; *b*, tubes polliniques ; *c*, éminence brune ; *d*, colonnette d'endosperme, soutenant la chambre ; *f*, oosphère (gr. : 15) (Hirasé).

de crochet ; par là même, la sphère directrice disparaît comme telle. Le diverticule total, en partie nucléaire et en partie centrosomique, forme bientôt un filament aplati, qui décrit trois tours de spire, situés sensiblement dans un même plan (fig. 1132, I), et c'est sur la portion centrosomique que se constituent les nombreux cils vibratiles protoplasmiques ; ceux-ci se montrent d'abord serrés les uns contre les autres dans la dépression, en forme de gouttière, du diverticule spiral.

Ainsi constitués, les anthérozoïdes offrent un noyau ovoïde, volumineux et bien distinct (fig. 1132, II, *c*), qui se continue directement avec la spire ciliée (*a*) ; il est entouré d'une couche

de protoplasme très nette, qui manque, au contraire, au corps nucléaire des anthérozoïdes des Cryptogames vasculaires : en arrière, ils portent un appendice (*b*).

Par la portion basilaire du tube qui les renferme et qui, avons-nous dit, fait hernie dans le liquide de la chambre pollinique (fig. 1132, V, *b*), les deux anthérozoïdes s'échappent, déploient leur touffe de cils et nagent librement, en quête d'une oosphère d'archégone (*f*). Leurs dimensions sont relativement considérables : car leur longueur peut atteindre 80 millièmes de millimètre, et leur largeur 50.

Le pollen et l'ovule du Cycas sont le siège de phénomènes du même genre que ceux du Ginkgo : ici encore, la formation d'anthérozoïdes est corrélative de l'existence d'une couche liquide tout autour de l'endosperme.

3. — Formation de l'œuf : fécondation proprement dite. — 1° Angiospermes. — Une fois le tube pollinique arrivé au micropyle de l'ovule, comment se constitue l'*œuf*, germe d'une plante nouvelle ?

On se rappelle (p. 876) que, selon les plantes, la distance qui sépare le micropyle de la paroi de la cellule mère d'albumen, et par suite de l'oosphère, est très variable.

Dans le Lis, c'est l'épiderme seul du nucelle qui subsiste (fig. 1069, II, *a*) ; dans diverses Légumineuses, dans la Violette, etc., il reste plusieurs assises (fig. 1001, *g*). Dans ce cas, après être arrivé en se rétrécissant au fond du micropyle, le tube pollinique (fig. 1116, *g*), dont la turgescence intérieure est alors très forte, s'insinue entre les cellules avoisinantes du nucelle et vient s'étaler sur la membrane de la cellule mère de l'albumen, contre la triade fertile (fig. 1133, *b*).

Mais, le plus ordinairement, la paroi du nucelle est entièrement digérée, au moins au niveau du micropyle, au cours du développement de la cellule mère de l'endosperme : celle-ci montre alors sa membrane à nu au fond du canal micropylaire. Parfois même, elle fait hernie au dehors (Orchidées, Santal, fig. 1096, III), comme poussée au-devant du tube pollinique ; pareil allongement se produit aussi, dans l'épaisseur même des carpelles, vers le style, chez les Loranthinées (fig. 1101).

Les membranes du tube pollinique et de la cellule mère d'albumen, ainsi amenées au contact, sont à ce moment gonflées, gélifiées et plus ou moins confondues.

1° *Fusion de l'un des gamètes mâles avec l'oosphère.* — Dans

le Lis, le tube pollinique, renflé en massue à son extrémité, refoule devant lui la paroi amollie de la cellule mère (fig. 1136, *a*), soit latéralement aux synergides, soit dans leur intervalle, soit même au travers de l'une d'elles : et c'est ce dernier cas qui a porté à considérer tout d'abord les deux synergides (ainsi que l'indique leur nom), comme des intermédiaires entre la cellule génératrice mâle et l'oosphère : mais ce rôle est loin d'être général.

A ce moment, l'extrémité du tube pollinique ne renferme

Fig. 1133 à 1135. — Formation de l'œuf du Lis Martagon. — I, *b*, tube pollinique, à extrémité amollie; *a*, tégument; *c*, noyau mâle, avec ses deux sphères (ces dernières entourées de protoplasme mâle); *d*, oosphère; *f*, synergide (gr. : 300). — II, œuf, peu après la jonction des deux noyaux (*h*) : *g*, couples de sphères directrices, non encore fusionnées; *f*, synergides flétries (gr. : 500). — III, fusion presque complète des noyaux; *i*, sphères directrices fusionnées de l'œuf (gr. : 500) (Guignard).

plus que les deux cellules génératrices mâles, ou anthérozoïdes, placées l'une à la suite de l'autre : le noyau végétatif, ainsi que l'amidon, si le tube en renfermait, sont résorbés.

La première cellule mâle (fig. 1133, *c*), précédée de ses deux sphères directrices, traverse assez rapidement la double membrane gélifiée et va se joindre à l'oosphère (*d*). A cet effet, les sphères directrices des deux noyaux, placées en regard les unes des autres, se rejoignent au préalable et se fusionnent deux à deux (fig. 1133, II, *g*) : après quoi, elles s'écartent latéralement pour permettre la jonction des noyaux eux-mêmes (*h*). Le protoplasme de la cellule génératrice mâle est alors peu distinct, et localisé, en couche mince, autour des sphères directrices et de la partie adjacente du noyau.

Désormais, l'union des deux gamètes étant consommée (III, *d*), l'*œuf*, cellule originelle de la plante nouvelle, est né.

Dans le cas où, par suite de leur grand nombre dans l'ovaire, quelques ovules ne reçoivent pas de tube pollinique

et par suite se flétrissent, leur oosphère, après avoir épuisé les réserves nutritives de la cellule mère de l'albumen, se résorbe, et sa destruction est suivie de près de celle des synergides, puis du noyau de la cellule mère de l'albumen.

Fertilité de l'anticline moyenne. — Chez les plantes basigames (diverses Loranthinées), où la polarité des deux triades de cellules d'endosperme est renversée, c'est la cellule moyenne de la triade basilaire qui est fécondée, et ses deux voisines représentent dans ce cas des synergides.

Chez ces plantes sans ovules, la cellule mère d'endosperme se développe, ainsi qu'il a été dit plus haut, dans le carpelle même, et, en s'allongeant, elle va à la rencontre du tube pollinique, auquel elle présente la triade fertile (p. 882).

2° *Fusion du second gamète avec le noyau de la cellule d'albumen.* — Vers la phase où s'accomplissent les phéno-

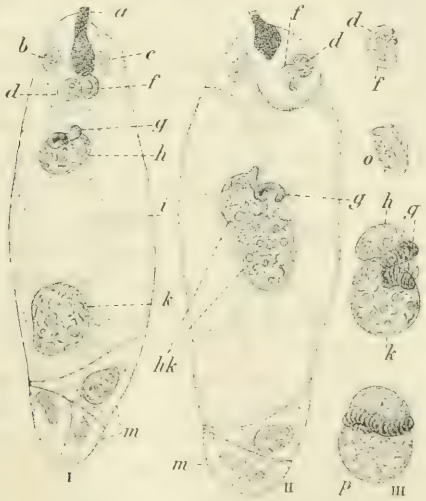


Fig. 1136 à 1138. — Formation de l'œuf du Lis Martagon. — I, *a*, tube pollinique; *b*, *c*, synergides flétries; *d*, noyau de l'oosphère; *f*, gamète mâle (anthérozoïde); *g*, second gamète mâle, uni à *h*, noyau polaire supérieur; *i*, cellule mère d'albumen; *k*, noyau polaire inférieur; *m*, antipodes. — II, contact des noyaux polaires (*hk*) et de *g*, pour former le noyau définitif de la cellule d'albumen. — III, *d*, *o*, noyaux d'oosphère et *f*, anthérozoïdes, *hk*, *p*, noyaux polaires, unis avec le second anthérozoïde (*g*), de forme variable, et à chromosomes visibles (gr. : 300) (Guignard).

mènes précédents, la seconde cellule génératrice mâle du tube pollinique (fig. 1119, III, *g*) s'étire en s'amincissant et semble disparaître dans la généralité des cas, ce qui rappelle en fait les Gymnospermes, chez lesquelles, fréquemment aussi, un seul gamète sur deux est utilisé (p. 902 et 912).

Il n'en est pas de même, ainsi qu'il a déjà été dit plus haut, pour le Lis (Lis Martagon, Lis des Pyrénées).

Dès que le tube pollinique a pénétré dans la cellule mère d'albumen, les deux gamètes ou anthérozoïdes s'en échappent (fig. 1136, *f*, *g*) ; leur noyau est à ce moment arqué ou serpentiforme ; leur protoplasme forme une couche périphérique mince, parfois indistincte.

Tandis que l'un des gamètes (*f*), d'ordinaire plus court, va rejoindre l'oosphère (*d*) pour former avec elle l'œuf, l'autre (*g*) va s'accoler, puis se fusionner, au noyau, déjà géminé, de la cellule mère de l'albumen (II, *hk*), ou au noyau polaire supérieur (I, *h*), si les deux noyaux polaires ne sont pas encore fusionnés, ou encore, mais plus rarement, au noyau polaire inférieur (*k*). Ce mouvement des gamètes entraîne la destruction de la membrane protoplasmique des cellules de la triade fertile.

Les deux noyaux mâles, d'aspect vermiforme, s'incurvent généralement en arc ou en hélice irrégulière ; la diversité de leurs formes dans les matériaux fixés par l'alcool (fig. 1136, III) tend à faire admettre qu'ils sont doués d'un mouvement de contractilité générale.

Il ne leur manque donc que des cils pour constituer, comme chez le Ginkgo et les Cryptogames vasculaires, de véritables anthérozoïdes. Mais, comme ils sont manifestement les homologues de ces derniers organites, on leur applique aussi le même nom, ainsi du reste qu'aux gamètes de forme normale des Angiospermes ordinaires.

La cellule mère définitive de ce petit organisme transitoire qu'est l'albumen (I, *i*) semble ainsi procéder d'une fécondation, comme l'œuf lui-même, origine de la nouvelle plante.

Toutefois, une différence entre cette fusion de noyaux et celle qui donne lieu à l'œuf est que, dans ce dernier élément, les deux noyaux générateurs du Lis apportent chacun douze chromosomes, tandis que, dans la cellule mère d'albumen, d'abord le noyau est triple, ensuite les noyaux polaires, tout au moins l'inférieur, renferment un nombre de chromosomes supérieur à douze.

Caractères de l'œuf. — Peu d'instants après sa formation (fig. 1133, III), l'œuf renferme donc dans son protoplasme vacuolaire les deux noyaux générateurs contigus, encore bien distincts, avec leurs couples de sphères directrices opposées (II, *g*), bientôt réduites à deux, placées côte à côte (III, *i*) ;

mais ces dernières sont d'un volume sensiblement double de celui des sphères composantes.

La membrane périphérique du protoplasme est encore albuminoïde : sa couche externe ne tarde pas à devenir cellulosique et à compléter ainsi la cellule nouvelle. A ce stade, le noyau mâle s'accroît notablement pendant quelque temps, tout en restant plus petit que le noyau femelle, et il se fait remarquer par sa grande richesse en nucléine.

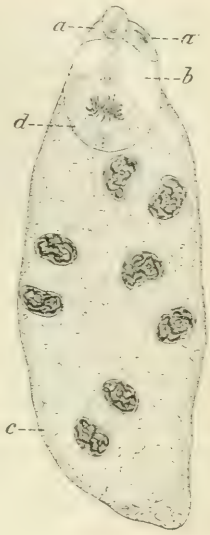


Fig. 1139. — *a*, synergides du Lis en voie de flétrissement ; *b*, vacuole de l'œuf ; *d*, œuf récemment formé et procédant à la première division de son noyau ; *c*, cellule mère d'albumen, avec noyaux en division dans la couche pariétale de protoplasme ; en bas, trace des antipodes (gr. : 220) (Guignard).

Au moment de la première bipartition de l'œuf (fig. 1139, *d*), qui marque le début de la formation de l'embryon, le noyau montre à nouveau, chez le Lis, 24 chromosomes, et non plus 12, comme les noyaux sexuels dont il procède ; en sorte que la fécondation se traduit, sous ce rapport, par la reconstitution d'un noyau complet et neutre à 24 chromosomes, et la cellule entière devient, de ce fait, capable d'épanouissement. Ces 24 chromosomes, caractéristiques des cellules somatiques ou végétatives du Lis et d'autres plantes encore, se retrouvent ensuite dans les divisions ultérieures de l'embryon.

On a vu plus haut que le nombre des chromosomes, fixe dans une espèce, exception faite des cellules génératrices et aussi des cellules de l'albumen, peut varier d'une espèce à une autre (p. 849).

En résumé, c'est de la fusion de deux gamètes, qui isolément sont incapables de développement, — deux demi-cellules, à en juger par la réduction de moitié du nombre des chromosomes nucléaires, qui semblent acquérir à cette spécialisation, à cette rénovation, une nouvelle provision d'énergie, — c'est de cette fusion de deux anthérozoïdes que naît l'œuf, cellule complète, seule douée du pouvoir expansif, nécessaire au développement de la plante adulte nouvelle.

En raison du rôle prépondérant que joue le noyau au cours de la formation des œufs, tandis que le protoplasme des

anthérozoïdes devient difficile à déceler, on incline à penser que le noyau recèle plus spécialement les propriétés héréditaires de la plante, tandis que les phénomènes nutritifs seraient plus spécialement dévolus au protoplasme (p. 44).

Pluralité des œufs ; polyembryonie. — Il y a lieu de remarquer ici que, chez certaines plantes (quelques Mimosées, etc.), les synergides peuvent être fécondées par des tubes polliniques spéciaux, comme l'oosphère, et donner lieu ultérieurement à autant d'embryons (fig. 1158, *b*), comme l'œuf proprement dit, ce qui témoigne de l'équivalence fondamentale des cellules de cette triade. Toutefois, des trois embryons ainsi engendrés, un seul arrive à complet développement ; les autres avortent.

Il n'y a pas jusqu'à la cellule antipode moyenne du Balanophore, qui ne soit, comme l'oosphère normale, susceptible d'être fécondée, ce qui témoigne de l'équivalence des deux triades (p. 883).

Cette *polyembryonie vraie*, liée à la fécondation de plusieurs cellules d'endosperme, et d'ailleurs éphémère, ne doit pas être confondue avec le cas où les embryons, autres que celui issu de l'œuf (embryon proprement dit), naissent du cloisonnement de certaines cellules épidermiques du nucelle (*embryons adventifs*), comme il arrive dans le Citronnier.

Dans la Célébogyne, Euphorbiacée dioïque, également pluriembryonée, les embryons que produit la plante femelle en Europe sont tous des embryons adventifs, puisque les plants mâles de cette espèce n'existent pas dans nos pays. En pareil cas, l'oosphère disparaît par résorption, comme les synergides, une fois que le temps favorable à la formation des œufs est passé (p. 909). L'Ail produit aussi un embryon adventif (p. 874).

2° **Gymnospermes.** — Chez les Gymnospermes, le tube pollinique, parti du fond du canal micropylaire, qu'il y ait eu ou non un temps d'arrêt dans son développement au sein du nucelle, arrive en définitive à l'oosphère (fig. 1140, I), en s'insinuant dans le canal axile de la rosette de l'archégone.

Là, les choses se passent un peu différemment, selon que les corpuscules ou archégones sont séparés les uns des autres dans l'endosperme (Pinées), ou au contraire qu'ils se trouvent placés côte à côte (Cupressées).

1° Chez les *Pinées* (Epicéa ou Pesse, Pin,...), un tube pollinique spécial (fig. 1140, II) est nécessaire à chaque archégone pour la formation de l'œuf. Il s'insinue dans la dépression endospermique en forme d'entonnoir qui surmonte la rosette, puis pénètre dans cette dernière (*g*). Après quoi, celle des deux cellules génératrices qui est la plus rapprochée du sommet et qui est seule représentée dans la figure 1140, passe dans l'oosphère, et la fusion a lieu, protoplasme à protoplasme et noyau à noyau (III, IV).

Le second gamète n'est ici d'aucune utilité ; il se détruit,

ainsi du reste que le noyau propre du tube pollinique et l'autre noyau stérile (p. 901).

2° Chez les *Cupressées* (Cyprès, Genévrier), un seul tube pollinique (fig. 1127), en s'évasant sur deux archégones, peut suffire à féconder leurs oosphères (*h*), puisqu'il renferme, comme celui des Pinées, deux gamètes (*i*) ; mais il peut aussi ne couvrir qu'un archégone (fig. 1126). Si le tube pollinique recouvre plus de deux archégones et si la fécondation est complète, c'est à une division préalable des deux gamètes qu'est dû le nombre nécessaire de cellules génératrices.

3° Ajoutons que, dans le Cycas (Cycadée) et le Ginkgo (Taxée), les anthérozoïdes ciliés (fig. 1132, II) nagent pendant

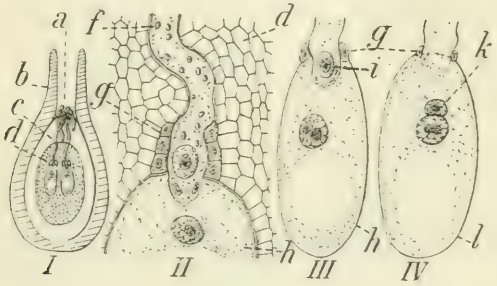


Fig. 1140. — I, ovule d'Epicéa ou Pesse (*Picea vulgaris*) ; *a*, chambre pollinique avec pollen en germination ; *b*, tégument ; *c*, nucelle ; *d*, endosperme avec deux archégones. — II, formation de l'œuf ; *d*, endosperme ; *f*, tube pollinique avec la cellule génératrice, qui se subdivisera en deux gamètes, et, au bout, deux noyaux stériles ; *g*, rosette ; *h*, oosphère. — III, *g*, rosette flétrie ; *l*, l'une des deux cellules génératrices définitives ; *k*, fusion des deux noyaux sexuels ; *l*, œuf.

quelque temps dans le liquide qui surmonte l'endosperme (V), puis seulement gagnent la rosette des archégones (*f*).

Il se forme donc chez les Gymnospermes autant d'œufs que de corpuscules ; mais l'un seulement des embryons auxquels ces œufs donnent naissance arrive à maturité. Il y a, en d'autres termes, *polyembryonie vraie*, mais transitoire, comme chez certaines Angiospermes (p. 912).

Chalazodie. — Parmi les Angiospermes dicotylédones apétales, les Casuarinées, représentées par l'unique genre Casuarine (*Casuarina*) (Australie, Java) ; d'autre part, l'Orme, ainsi que diverses Amentacées (Aulne, Bouleau, Noisetier, Noyer), offrent dans la marche du tube pollinique une particularité remarquable.

La Casuarine est monoïque ; sa fleur femelle (fig. 1141, I) comprend simplement un pistil à deux carpelles.

La région inférieure ou *ovarienne* du pistil (II, *d*), d'abord pourvue d'une

petite loge, ne tarde pas à oblitérer cette dernière, par rapprochement de deux faces opposées de la paroi (III, IV, *g*, *h*) ; il s'y constitue alors deux ovules en placentation pariétale (fig. 1143, I). La partie supérieure du pistil consiste en un *style*, terminé par deux longs stigmates (fig. 1141, I, *a*), qui donnent à l'inflorescence entière un aspect chevelu ; le style comprend intérieurement un cordon purement parenchymateux, et extérieurement un manchon de parenchyme, pourvu d'éléments vasculaires.

Du côté supérieur, les deux ovules sont rattachés étroitement, dès l'origine, à la base du parenchyme stylaire par des cordons cellulaires : l'un de ces ovules ne tarde pas à devenir plus volumineux ; en bas, il adhère à la paroi de l'ovaire par un funicule court (fig. 1142).

Les cellules mères d'endosperme (fig. 1141, V) naissent du cloisonnement de quelques cellules exodermiques, c'est-à-dire sous-épidermiques, du sommet du nucelle. Ce cloisonnement donne lieu d'abord à un mas-

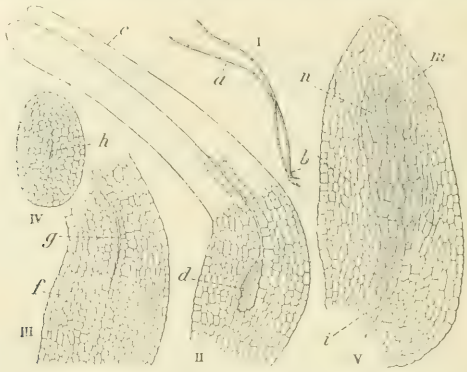


Fig. 1141. — Pistil de Casuarine (*Casuarina suberosa*). — I, fleur femelle jeune, grossie deux fois ; *b*, ovaire, encore sans ovules ; *a*, styles allongés. — II, section d'une fleur très jeune ; *d*, cavité ovarienne éphémère ; *c*, début des styles. — III, IV, état un peu plus avancé (section longitudinale et transversale) ; *g*, *h*, cavité presque oblitérée ; *f*, paroi ovarienne (gr. : 100). — V, nucelle ; *n*, tissu générateur des cellules mères d'endosperme, à cellules plus longues que *m* et en voie de cloisonnement ; *m*, paroi du nucelle ; *i*, base placentaire (gr. : 150) (Treub).

sif cylindrique de longues cellules (*n*), qui, en s'accroissant, se rapprochent peu à peu de la chalaze (*i*) ; ensuite une bipartition inégale de chacune d'elles donne lieu à une grande cellule, qui est la cellule mère d'endosperme, et une petite cellule, qui plus tard se résorbe.

Les cellules mères, continuant leur développement vers la chalaze, vont parfois jusqu'à s'engager dans le faisceau vasculaire du funicule (fig. 1142, *d*). Un certain nombre d'entre elles restent stériles ; les autres offrent bientôt à leur sommet un petit groupe de deux ou trois cellules sexuelles (*m*), ordinairement nues, issues du cloisonnement successif d'une même cellule, ce qui les rend comparables à la rosette de l'archégone des Gymnospermes, plutôt qu'à la triade supérieure des Angiospermes, dont la genèse est simultanée. Une seule cellule mère d'endosperme est définitive (*m*) : c'est celle dont les cellules sexuelles offrent une membrane cellulosique.

Ceci dit, le tube pollinique arrivant dans l'ovaire, au lieu de pénétrer dans l'ovule par son sommet, comme c'est le cas chez les autres Phanérogames, traverse le tissu d'union de l'ovule au style (*a*), puis la paroi ovarienne, le funicule et la chalaze ; et c'est par ce chemin détourné qu'il pénètre dans le nucelle (*f*) et s'avance vers la cellule mère, alors pourvue,

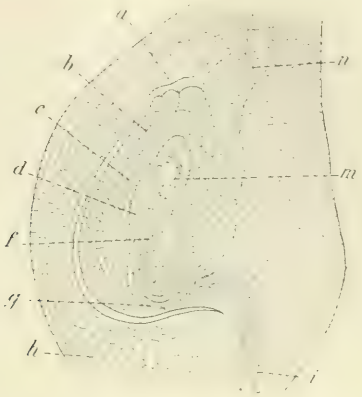


Fig. 1142. — Casuarine (*Casuarina suberosa*). — Coupe longitudinale de l'ovaire, au moment de la formation de l'œuf. En haut, à gauche de *n*, le cylindre stylaire. — *a*, micropyle fermé ; *b*, téguments : *c*, nucelle ; *d*, cellules actives ; *f*, *n*, tube pollinique ; *g*, chalaze ; *h*, paroi ovarienne : *i*, faisceau nourricier ; *m*, cellule endospermique définitive, avec triade fertile en haut (gr. : 80) (Treub).

dans son protoplasme pariétal, de nombreux noyaux d'albumen. Puis, sans pénétrer dans cette cellule pour féconder l'oosphère, et simplement

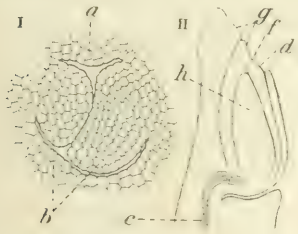


Fig. 1143.

Fig. 1144.

Fig. 1143. — I, section transversale dans la région ovarienne du pistil de la Casuarine ; *a*, ovaire ; *b*, ovules jeunes (gr. : 150). — II, coupe longitudinale d'un ovule ; *d*, *g*, téguments ; *f*, micropyle fermé ; *h*, nucelle ; *c*, nervure du placenta (Treub).

Fig. 1144. — Casuarine. — I, *a*, suspenseur de l'embryon (*b*) ; *c*, partie supérieure de l'albumen (gr. : 140). — II, graine presque mûre ; *a*, embryon ; *b*, ses deux cotylédons ; *c*, albumen ; *d*, tégument (Treub).

appliquée contre sa paroi, la portion terminale du tube, qui renferme les éléments mâles, s'isole du reste du tube dans le parenchyme du nucelle.

On ignore encore comment s'opère la fécondation. Toujours est-il que

lorsqu'elle est effectuée, un embryon droit et dicotylédoné, ainsi qu'un albumen abondant (fig. 1144, I) se constituent.

La graine reste albuminée à la maturité (II).

Chalazodie et porodie. — On a qualifié de *chalazodie* ce mode exceptionnel de cheminement du tube pollinique par l'intérieur, *au travers du funicule et de la chalaze*, par opposition à la *porodie*, qui caractérise les autres Angiospermes, chez lesquelles le tube pollinique arrive au nucelle par la voie naturelle de la cavité ovarienne et du micropyle, c'est-à-dire directement par l'extérieur.

Les Chalazodiées, bien que peu nombreuses, forment ainsi, à la base des Dicotylédones, sous le rapport du mécanisme de la formation des œufs, un groupe spécial, intermédiaire entre les Porodiées (Dicotylédones et Monocotylédones), auxquelles elles se rattachent nettement par l'ensemble de leurs caractères, et les Gymnospermes.

SECTION II

LE FRUIT

Définition. — Dès après la formation des œufs dans les ovules commence la *fructification*, aboutissement normal de la vie de la plante.

Le phénomène de la fructification comprend :

1° D'une part, la *transformation des ovules en graines*, et spécialement le développement de l'œuf en *embryon*, ébauche de la future plante adulte ;

2° D'autre part, la *transformation des carpelles en péricarpe* ou *fruit proprement dit*.

Le fruit n'est donc pas autre chose que le résultat de la transformation du pistil, après la constitution des œufs : le péricarpe et les graines en sont les deux parties composantes.

Etudions-les successivement.

CHAPITRE PREMIER

LA GRAINE

Comment la graine *se constitue* ; quelle est sa *conformation à l'état de maturité* ; comment enfin elle *germe*, pour s'épanouir en une plante nouvelle, capable de vie indépendante : voilà ce qu'il y a lieu maintenant de définir.

§ 1. — Développement de l'ovule en graine

Après la formation de l'œuf, l'ovule des Angiospermes comprend (fig. 1145) :

1° La *cellule mère de l'albumen* (*gh*), qui n'est autre que la cellule mère d'endosperme initiale (fig. 1139, *c*), avec une partie seulement du protoplasme de cette dernière et un nouveau noyau, dit *noyau secondaire*, résultant de la fusion de deux des huit noyaux endospermiques, ainsi que, chez le Lis, du second anthérozoïde (fig. 1136, *g*) ;

2° L'*œuf* inclus (fig. 1145, *f*) ; les synergides et les antipodes disparaissent, plus ou moins vite, selon les plantes (fig. 1139, *a*) ;

3° La portion restante, parfois nulle, de la *paroi du nucelle* (fig. 1145), appelée dans presque tous les cas à être résorbée avant la maturité de la graine ;

4° Enfin les *téguments* (fig. 1145, *ab*) et le *funicule*.

Suivons les transformations de ces diverses parties, d'abord chez les Angiospermes, puis chez les Gymnospermes.

1. — Angiospermes. — Le développement de l'œuf en embryon et la formation de l'albumen sont deux phénomènes simultanés. Toutefois, il n'est pas rare que, déjà avant la formation de l'œuf, plusieurs noyaux d'albumen, nés de la

division du noyau secondaire ou noyau propre de la cellule mère d'albumen, soient constitués (Lis, fig. 1139 ; Cierge).

Considérons successivement :

1° La *formation de l'embryon*, partie essentielle de la jeune graine :

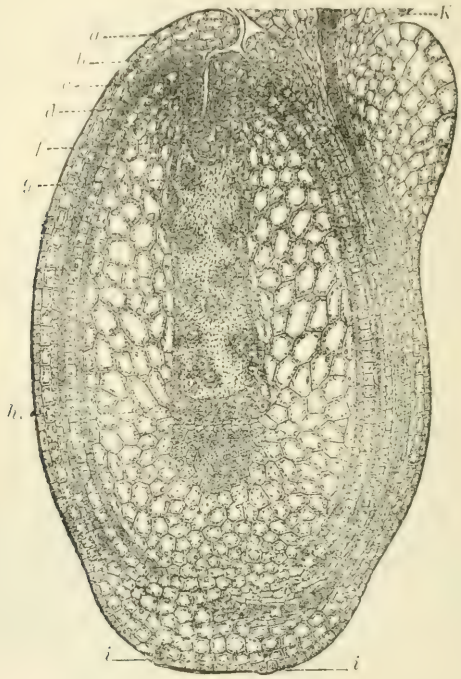


Fig. 1145. — Coupe longitudinale de l'ovule anatrope de la Violette (*Viola tricolor*), un peu après la formation de l'œuf. — *a*, *b*, téguments externe et interne; *c*, micropyle; *d*, tube pollinique flétri; *f*, œuf, donnant l'embryon; *gh*, cellule mère d'albumen avec nombreux noyaux en division; tout autour, nucelle; *i*, stomates; *k*, funicule (gr. : 350) (Kny).

2° Le *développement de l'albumen*, puis la *résorption* de ce tissu sous l'attaque digestive de l'embryon ;

3° La *digestion du nucelle ;*

4° Enfin la *structure définitive des téguments.*

1° **Formation de l'embryon.** — Dès après la fusion des cellules génératrices, l'œuf du Lis sécrète une membrane de cellulose ; puis son noyau entre en division (fig. 1139, *d*), marquant par là le premier stade de la multiplication cellulaire, qui doit aboutir à la constitution de l'embryon.

Dans certaines espèces, un temps d'arrêt plus ou moins long, de quelques semaines par exemple, se produit entre le moment de la fécondation et celui du premier cloisonnement de l'œuf ; exceptionnellement, dans le Colchique, cette période de vie latente de l'œuf se prolonge pendant environ six mois.

La division du noyau s'effectue conformément à la règle : les deux sphères directrices s'éloignent d'abord l'une de l'autre, suivant l'axe de la cellule d'albumen (fig. 1139), en même temps que le fuseau achromatique de *kinoplasme*

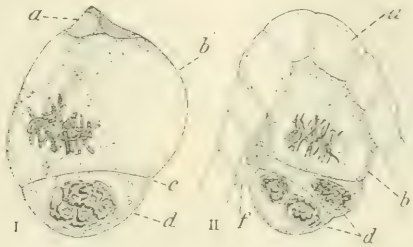


Fig. 1146. — Lis Martagon ; premiers cloisonnements de l'œuf. — I, *d*, embryon unicellulaire ; *c*, première cloison de l'œuf ; *b*, cellule mère du suspenseur, à noyau en division (24 chromosomes) ; *a*, restes des synergides. — II, *a*, épiderme du nucelle ; *b*, suspenseur ; *d*, embryon bicellulaire ; *f*, synergide flétrie (gr. : 230) (Guignard).

s'ébauche ; puis la plaque nucléaire, formée désormais, dans le Lis, de 24 chromosomes, s'organise. Quand les deux nouveaux noyaux sont constitués, une cloison cellulosique transverse (fig. 1146, I, *c*) divise l'œuf en deux cellules.

La destinée de ces deux cellules est bien différente. Tandis que l'inférieure (*d*), par ses cloisonnements répétés, donne seule naissance à l'*embryon* (fig. 1147, I, *b*), l'autre (fig. 1146, *b* et 1147, *a*) s'organise en un cordon cellulaire transitoire, le *suspenseur*, fixé d'un côté au sommet de la cellule mère d'albumen, contre le micropyle, et soutenant de l'autre côté l'ébauche embryonnaire naissante.

Suspenseur de l'embryon. — Le *suspenseur* (fig. 1150, *b*) est d'ordinaire composé d'un assez grand nombre de cellules, comme dans le Cytise, où il est de forme sphéroïdale, et dans le Lupin, où il s'allonge en une cordelette à deux files de cellules (fig. 1152, II, *a*), ce qui est une forme commune.

Chez les Viciées (Pois, Vesce), le suspenseur se réduit à quatre éléments (fig. 1152, I, III, *a*), dont les deux supérieurs, extrêmement développés, et véritables articles (p. 202), sont pourvus de nombreux noyaux, et d'un

suc riche en principes nourriciers ; dans l'Ononis, autre Légumineuse, c'est une simple file de sept cellules.

Le suspenseur se distingue souvent de l'embryon, dès les premiers cloisonnements de l'œuf, par la taille plus grande de ses cellules (Pois, Lupin, fig. 1152 et 1148 ; mais il peut aussi se confondre plus ou moins longtemps avec lui (Haricot, fig. 1147, II), ou encore ne se différencier que tardivement (fig. 1150), alors que l'organisme encore homogène,

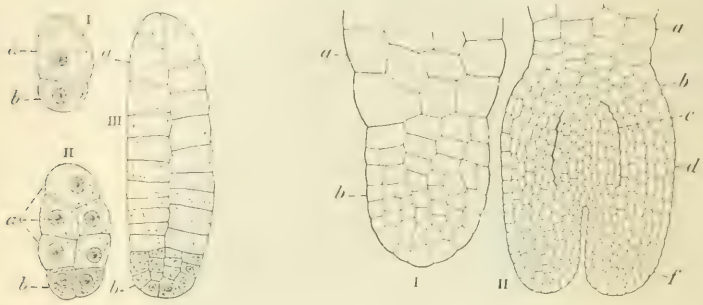


Fig. 1147. Fig. 1148 et 1149.

Fig. 1147. — Premiers états de l'embryon du Haricot (*Phaseolus multiflorus*). — I, *a*, suspenseur; *b*, embryon unicellulaire. — II, III, stades plus avancés (gr. : 300) (Guignard).

Fig. 1148 et 1149. — I, *b*, jeune embryon de Galéga (*Galega orientalis*); *a*, suspenseur (gr. : 400). — II, embryon plus développé; *a*, suspenseur; *b*, niveau de la radicule, non encore différenciée; *c*, séparation de l'écorce et du cylindre central; *d*, tigelle; *f*, cotylédons (gr. : 180) (Guignard).

simple méristème, issu des cloisonnements de l'œuf, renferme déjà un assez grand nombre de cellules (Cytise).

Il arrive même que le suspenseur ne se constitue pas du tout (Mimosées ; diverses Orchidées : Listéra, Cypripède), auquel cas le corps cellulaire homogène se différencie tout entier en embryon.

Résorption du suspenseur. — A mesure que le suspenseur s'allonge suivant l'axe de la cellule mère d'albumen, l'embryon qu'il supporte se trouve plongé de plus en plus avant dans le suc de cette dernière (fig. 1152, II, *b*), où il est comme noyé. Dans ce liquide, il puise librement une partie de son aliment, l'autre lui venant du suspenseur, tout au moins dans les cas où ce dernier est renflé, chargé de réserves ; car, notamment, l'amidon qu'il contient subit une résorption.

Tôt ou tard, le suspenseur disparaît : éphémère dans certaines plantes, il peut durer dans d'autres jusqu'à une phase assez avancée du développement de l'embryon ; il reste alors plus ou moins comprimé et écrasé contre le micropyle, et ce n'est que plus tard qu'il est résorbé par la jeune plantule.

Différenciation de l'embryon. — L'*embryon* (fig. 1148. I. *b* et 1150. VII. *df*) est d'abord représenté par un massif homogène de petites cellules, issues du cloisonnement répété de la cellule inférieure du couple premier (fig. 1147. *b*) ; ce corps cellulaire, cylindrique ou ovoïde, dont l'axe se confond avec celui du nucelle, est le rudiment de la tige ou *tigelle* de l'embryon.

Plus tard, deux protubérances marquent, à l'extrémité libre de la tigelle, l'origine des premières feuilles, les *cotylédons* (fig. 1148. II. *f* et 1150. IX. *g*), au nombre de deux chez

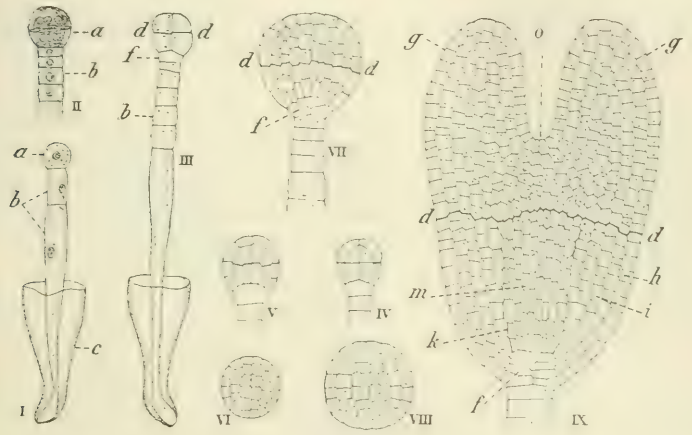


Fig. 1150 et 1151. — Développement de l'embryon du Navet (*Brassica Napus*). — I, *a*, cellule mère de l'embryon ; *b*, suspenseur ; *c*, partie ant. de la cellule mère d'albumen. — II, *a*, embryon à huit cellules ; *b*, suspenseur. — III, même état, en coupe ; la cloison *dd* a été figurée en trait de force dans V, VII et IX ; *f*, cellule mère de la radicule. — IV, V, VII, stades suivants ; VI, VIII, section transv. de l'embryon de V et VII. — IX, jeune embryon ; *g*,*g*, cotylédons ; *o*, future gemmule ; *h*, tigelle ; *f*, radicule ; *i*, parenchyme cortical ; *m*, parenchyme du cylindre central ; *k*, sa limite.

les Dicotylédones, d'un seul chez les Monocotylédones (Lis).

Dans l'intervalle des cotylédons, ou à la base du cotylédon unique, s'avance un petit *cône végétatif* (fig. 1144. II), qui, dans diverses plantes (Haricot, Amandier, Blé), se couvre déjà de jeunes feuilles bien avant la maturité et forme alors avec elles le premier bourgeon ou *gemmule* de la future plante. Toutefois, ces folioles peuvent manquer, même dans l'embryon arrivé à complète maturité (Courge, fig. 1223) : elles n'apparaissent alors qu'au cours de la germination de la graine, sur le cône végétatif jusque-là resté nu.

Enfin, à la base de la tigelle s'organise le cône radiculaire ou *radicule* (fig. 1150, IX, *f*).

La radicule de l'embryon prend naissance, selon les plantes, de deux manières.

Chez diverses Monocotylédones (Graminées) et quelques Dicotylédones (Capucine), elle se différencie *à l'intérieur même de la base de la tigelle* (fig. 1191, *i*), qu'elle traverse ensuite au moment de la germination (p. 972) : elle est, en un mot, *endogène*, comme une radicelle ou une racine latérale (p. 247). La limite séparatrice des deux membres correspond alors à la base de la calotte de tigelle (fig. 365, *h*), qui couvre le cône radiculaire.

Dans le cas général (Dicotylédones....), la radicule s'organise au contraire *à l'extrémité même de la tigelle* (fig. 1148, II, *b'*), qu'elle continue directement : elle est alors *exogène*. Dans ce dernier cas, la limite extérieure des deux membres est impossible à préciser ; car, à la base de la jeune racine, l'épiderme est simple (fig. 366, *be*), comme dans la tigelle (*ab*) ; et d'autre part, la différenciation intérieure n'est pas encore assez prononcée, pour qu'il soit possible d'établir la limite séparatrice d'après les caractères anatomiques (p. 277).

Dans toutes les graines, le sommet de la jeune radicule est dirigé du côté du micropyle, qu'il touche à la maturité, et la gemmule du côté opposé.

L'embryon offre ainsi, bien avant qu'il ne remplisse la cavité de la cellule mère de l'albumen, quatre parties (fig. 1144, II) : la *radicule*, la *tigelle*, la *gemmule* ou simplement le *cône gemmulaire*, et enfin le ou les *cotylédons*. Ces derniers sont d'ordinaire beaucoup plus développés que le reste de l'embryon et très fréquemment colorés en vert par la chlorophylle (Lin, Fusain, Pois, Lupin, Violette,...).

Ajoutons qu'indépendamment de la radicule, l'embryon peut renfermer déjà des *racines latérales*, nées de la tigelle et encore incluses en elle, comme chez diverses Graminées (Maïs, Avoine, fig. 1192, *c*).

Le plan de symétrie des cotylédons est, tantôt confondu avec celui de l'ovule, tantôt perpendiculaire à ce même plan.

L'embryon reste d'ordinaire, sauf quelques exceptions (p. 947), *purement cellulaire* jusqu'à la maturité. La différenciation des éléments vasculaires ne s'y effectue, ou tout au moins ne s'achève en lui, que pendant la germination.

Rappelons ici que certaines Mimosées (p. 912), peuvent offrir temporairement plusieurs embryons (fig. 1158, *f*, *b*).

Embryons non différenciés. — Il n'est pas rare qu'il se produise des *arrêts de développement* dans l'embryon. Chez les Orchidées, par exemple, l'embryon de la graine mûre consiste simplement en une masse globuleuse de parenchyme, sans différenciation externe ni interne, et il reste dans cet état imparfait pendant la germination. Ailleurs, au contraire, comme dans la Ficaire, l'embryon non différencié s'organise dès le début de la germination en radicule, tigelle et gemmule.

Des embryons non différenciés se rencontrent aussi chez les plantes parasites (Orobanche, fig. 1178, Cuscute, Rafflésiacées) ; l'embryon filiforme de la Cuscute ne différencie de cotylédons à aucun moment de son développement (p. 670).

2° **Formation de l'albumen.** — En même temps que l'embryon se développe, et souvent déjà avant la formation

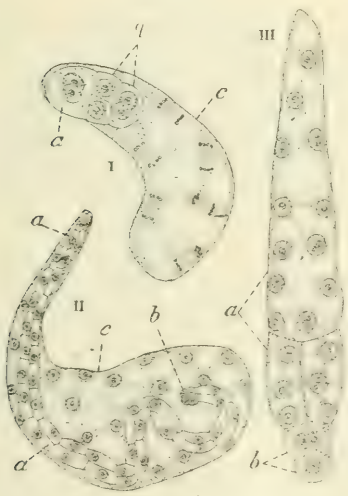


Fig. 1152 à 1154.

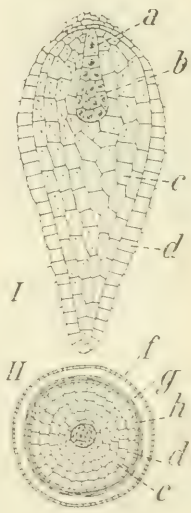


Fig. 1155.

Fig. 1152 à 1154. — I, Orobe (*Orobus angustifolius*) ; *a*, suspenseur ; *b*, œuf en voie de division ; *c*, cellule mère d'albumen, avec noyaux en division (gr. : 400). — III, Orobe ; *a*, suspenseur à trois segments très développés ; *b*, embryon bicellulaire. — II, Lupin (*Lupinus subcarnosus*) ; *a*, *a*, suspenseur formé de vingt paires de cellules ; *b*, embryon quadricellulaire ; *c*, cellule mère d'albumen ; les cloisons ne sont pas encore formées entre les noyaux (gr. : 300) (Guignard).

Fig. 1155. — Séneçon (*Senecio vulgaris*). — I, *a*, suspenseur ; *b*, embryon paucicellulaire ; *c*, albumen remplissant déjà la cellule mère ; *d*, assise intérieure du tégument. — II, section transversale ; *d*, zone interne du tégument détruite, sauf une assise (I, *d*) ; *g*, zone externe du tégument ; *f*, son épiderme (gr. : 200) (Guignard).

de l'œuf (fig. 1145), la cellule mère de l'albumen se cloisonne, par un mécanisme spécial, pour donner naissance à

un parenchyme nourricier, l'*albumen*, que résorbera ensuite plus ou moins vite l'embryon qu'il entoure.

Le noyau de la cellule mère se subdivise d'abord, dans le protoplasme pariétal, en deux autres (fig. 1152, I, *c*); ces derniers à leur tour en donnent chacun deux nouveaux, soit au même moment, soit successivement, ce qui fait alors quatre noyaux; puis huit, seize, etc. Bientôt la couche protoplasmique pariétale se trouve parsemée de centaines de noyaux, disposés d'ordinaire en une assise unique (fig. 1156, *c*).

Au cours de ces divisions nucléaires, les figures karyokinétiques se présentent avec une grande netteté; mais on cons-

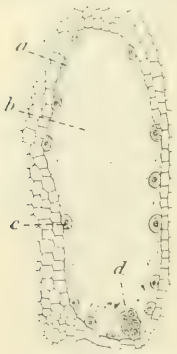


Fig. 1156.

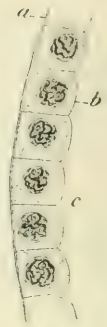


Fig. 1157.

Fig. 1156. — Coupe longitudinale de la portion centrale d'un ovule d'Eleusine (*Eleusine coracana*). — *a*, cellule mère de l'albumen; tout autour, parenchyme nucellaire; *b*, suc; *c*, noyaux pariétaux; *d*, embryon contre le micropyle; à gauche, en bas, niveau du hile (Guérin).

Fig. 1157. — Première assise d'albumen. — *a*, paroi de la cellule mère; *b*, cloisons arquées, qui ferment les cellules intérieurement; *c*, suc de la cellule mère d'albumen.

tate ce fait particulier que le *nombre des chromosomes varie d'un noyau à un autre dans l'albumen*, tandis qu'il reste fixe (24 segments pour le Lis) dans les noyaux issus de l'œuf. Ainsi, le noyau de la cellule mère d'albumen, au moment de sa première division, montre dans le Lis de 40 à 48 chromosomes dans sa plaque nucléaire; les noyaux dérivés en renferment moins, mais cependant encore un plus grand nombre que ceux de l'embryon ou du parenchyme de l'ovule.

Ces différences de constitution, observées dans des noyaux issus les uns des autres, prouvent que, dans ces noyaux au repos, les chromosomes sont reliés en un filament unique, et non simplement rapprochés, comme dans d'autres cas.

On remarque aussi que quelques noyaux sont pourvus de trois sphères directrices, au lieu de deux.

Une fois les noyaux constitués dans le protoplasme pariétal, il se produit, le long de l'équateur des tonnelets kinoplasmiques, c'est-à-dire perpendiculairement à la ligne de jonction des centrosomes des sphères directrices, et par suite aussi normalement à la paroi de la cellule mère de l'albumen, des cloisons (fig. 1157), d'abord granuleuses et non encore cellulosiques (fig. 1159, *b*), plus tard continues (*a*), et offrant alors les réactions de la cellulose : ces membranes cellulosiques se développent radialement dans toute l'épaisseur du protoplasme pariétal et se continuent sur la face interne de la

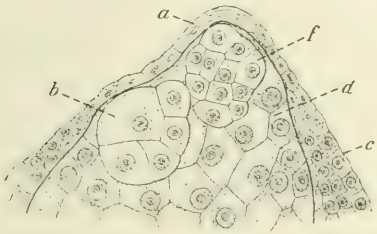


Fig. 1158.

Fig. 1159.

Fig. 1158. — Mimosa (*Mimosa Denhartii*). — *a*, sommet du nucelle en voie de digestion; *f*, embryon normal, issu de l'œuf; *b*, embryon éphémère, né d'une synergide; *d*, albumen, très précoce; *c*, nucelle (Guignard).

Fig. 1159. — Noyaux en voie de multiplication dans le protoplasme pariétal de la cellule mère d'albumen, vue de face; *b*, cloisons jeunes, encore granuleuses; *a*, cloisons complètes, limitant des articles à plusieurs noyaux (gr. : 180) (Guignard).

couche protoplasmique, baignée par le suc (fig. 1157, *b*), ce qui les raccorde les unes aux autres.

Il se constitue de la sorte une assise de cellules (fig. 1157), dont les parois externes ne sont autres, toutes ensemble, que la membrane de la cellule mère, tandis que les parois internes, contiguës au suc cellulaire, sont d'ordinaire un peu bombées vers le centre. Les cloisons cellulosiques ne se forment pas nécessairement entre tous les noyaux ; quand ces derniers sont très rapprochés, il arrive que des éléments à deux ou un plus grand nombre de noyaux (Galanthe) se constituent (fig. 1159) ; plus tard, de nouvelles cloisons peuvent résoudre chaque article en simples cellules.

Après s'être accrues vers l'intérieur de la cellule mère, ces cellules de la première assise d'albumen se cloisonnent à

nouveau, cela à plusieurs reprises, en sorte que la cavité de la cellule mère va en se rétrécissant de plus en plus et finit par se combler de parenchyme (fig. 1158, *d*).

Le parenchyme ainsi formé (fig. 1155, *c*) n'est autre que l'albumen : il offre à ce moment l'aspect d'une masse gélatineuse, grisâtre, facile à distinguer des tissus ambiants plus fermes (Amandier, Cytise....). Son développement est assez rapide pour qu'il remplisse la cavité de la cellule mère, avant que l'embryon ait tant soit peu grandi. Désormais, l'embryon reste noyé dans la couche d'albumen, jusqu'à ce qu'il l'ait consommé ; parfois, il est situé latéralement (Blé....).

Précocité ou tardivité de l'albumen. — Il arrive que l'albumen apparaisse tardivement, ou même subisse un arrêt de développement.

Ainsi, chez les Viciées (Pois, Vesce, Gesse), l'embryon vert se développe librement jusqu'à la maturité dans le suc qui l'entoure, l'albumen ne consistant jamais qu'en une mince pellicule périphérique, uniquement composée de la couche protoplasmique de la cellule mère et des noyaux inclus (comme fig. 1152, II et 1156), sans cloisons cellulosiques, et par suite non organisée en véritable tissu. C'est là un albumen rudimentaire, réduit à un *article* (p. 202).

Chez les Légumineuses autres que les Viciées, c'est-à-dire chez les genres à suspenseur nul (Mimosa) ou rudimentaire (Trèfle), la formation de l'albumen est au contraire très rapide. Dans le Mimosa, par exemple, l'embryon, accompagné ici d'un ou deux embryons éphémères, ne compte guère qu'une douzaine de cellules, que déjà l'albumen l'a entièrement englobé au sommet de la cellule mère (fig. 1158, *d*).

Résorption partielle ou complète de l'albumen par l'embryon. — A mesure que la graine mûrit, les cellules de l'albumen élaborent des principes nutritifs, qu'elles mettent en réserve dans leur protoplasme ou dans leur suc, en vue des développements ultérieurs de l'embryon qu'elles accompagnent. Ces *réserves de l'albumen*, en majeure partie organiques, ternaires et albuminoïdes, seront étudiées en même temps que celles des cotylédons (p. 949).

Or, en se développant, l'embryon ne digère pas seulement ces réserves, mais l'albumen lui-même en tant que tissu, c'est-à-dire qu'il consomme aussi les membranes, le protoplasme et les noyaux. Seulement, de deux choses l'une : ou bien cette résorption de l'albumen ne s'achève entièrement qu'au cours de la germination de la graine, ou bien elle est déjà accomplie au moment de la maturité. Dans le premier cas, l'embryon de la graine reste relativement grêle ; il est au contraire volumineux dans le second cas.

De là la distinction des *graines avec albumen* ou *graines albuminées* (Ricin, Blé, Cocotier), qui, à la maturité, renferment encore une partie de leur albumen antérieur (fig. 1161, *c*), et des *graines sans albumen* ou *graines exalbuminées* (Haricot, Pois, Chêne), qui en sont dépourvues (fig. 1160). Il n'y a d'autre différence, on le voit, entre les unes et les autres qu'une différence de vitesse dans le développement de l'embryon, les graines albuminées étant en quelque sorte en retard sur les autres, puisque leur embryon n'achève de s'incorporer l'albumen qu'au cours de la germination, tandis que c'est chose déjà faite à la maturité chez les graines exalbuminées.

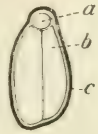


Fig. 1160.

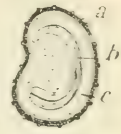


Fig. 1161.

Fig. 1160. — Coupe transversale d'une graine de Barbarée (*Barbarea vulgaris*, Crucifère). — *a*, tigelle et radicule incurvés; *b*, cotylédons accombants; *c*, tégument et assise restante d'albumen (voy. aussi fig. 1181).

Fig. 1161. — Coupe d'une graine de Pavot. — *a*, tégument réticulé; *b*, embryon arqué; *c*, albumen huileux.

C'est surtout chez les plantes où l'albumen ne s'organise pas en tissu cellulaire (Viciées, Haricot) que les graines peuvent se montrer entièrement dépourvues d'albumen à la maturité.

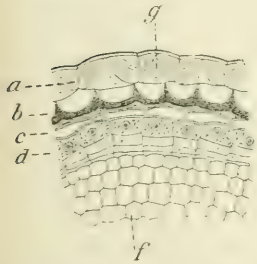


Fig. 1162. — Partie périphérique de la graine de Capselle (*Capsella Bursa pastoris*). — *a*, épiderme du tégument avec mucilage; *g*, cuticule; *b* assise sclérifiée; *c*, tégument interne écrasé sauf la dernière assise; *d*, assise protéique, suivie de deux autres assises, éphémères, d'albumen; *f*, embryon (gr. : 200) (Guignard).

Graines à albumen réduit à une ou deux assises cellulaires. — L'étude de la résorption progressive de l'albumen par l'embryon en voie de formation a montré que, chez bon nombre de plantes, ou même de familles, les graines, que le seul examen à l'état de maturité ferait considérer comme strictement exalbuminées, conservent en réalité, une fois mûres, une ou un petit nombre d'assises de ce tissu, appliquées contre le tégument interne et faisant bientôt corps avec lui.

C'est le cas pour les Crucifères, qui conservent toujours l'assise périphérique de l'albumen (fig. 1162, *d*), pour les Résédacées, Linées, Borragacées, Composées (2 assises), Labiées (une assise).

Chez diverses Rosacées (Prunier, Cerisier, Amandier) et diverses Papilionacées, les faces externes des cotylédons restent couvertes d'une pellicule formée d'une série d'assises d'albumen; mais ces dernières se réduisent sur les côtés de la graine à une seule assise, l'assise périphérique.

L'assise d'albumen, ordinairement unique, qui subsiste ainsi dans la graine mûre en apparence exalbuminée, se distingue de bonne heure des

assises plus intérieures, qui sont destinées à être résorbées, par un contenu beaucoup plus abondant, essentiellement albuminoïde ; d'où le nom d'*assise protéique*, sous lequel on la désigne.

Quant au rôle de ces cellules si particulières, on sait seulement que, chez les Graminées, l'assise périphérique de l'albumen massif (fig. 1191, *b*), qui offre exactement les mêmes caractères que l'assise protéique des plantes précitées, émet de l'amylase au moment de la germination, pour hâter, de concert avec l'embryon, la digestion de l'amidon de réserve des assises d'albumen plus intérieures. Évidemment, on ne peut invoquer un semblable rôle dans le cas où l'assise protéique est seule subsistante. Elle apparaît alors comme une formation sans rôle physiologique actuel, à moins que, par ses alcaloïdes ou autres principes, elle n'exerce, en fait, un rôle protecteur vis-à-vis de l'embryon.

3° Digestion du nucelle ; périsperme. — Chez diverses plantes, la cellule mère de l'albumen acquiert déjà, au moment de la formation de l'œuf, un tel développement que tout le nucelle a été résorbé par elle et qu'elle prend dès cet instant contact avec le tégument le plus voisin. L'albumen occupe alors, abstraction faite de l'embryon, toute la place du nucelle.

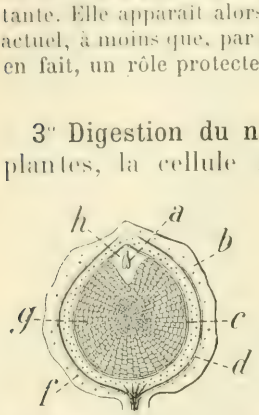


Fig. 1163. — Coupe du fruit du Poivrier. — *a*, embryon dicotylédoné ; *b*, péricarpe ; *c*, tégument séminal ; *d*, faisceaux libéroligneux ; *f*, glandes unicellulaires à essence ; *g*, périsperme amylacé, à assises rayonnantes de cellules ; *h*, albumen charnu.

Dans le cas où le parenchyme nucellaire subsiste encore après la formation de l'œuf, ou bien ce tissu nucellaire disparaît avant la maturité complète de la graine, résorbé peu à peu par l'albumen encore en voie d'expansion, ce qui est le cas général ; ou bien il subsiste exceptionnellement autour de ce dernier, sous forme d'une couche plus ou moins épaisse de parenchyme, qui acquiert alors, comme l'albumen, des réserves nutritives.

On donne le nom de *périsperme* à cette portion restante du nucelle (fig. 1163, *g*) ; physiologiquement, elle joue le rôle de tissu nourricier, comme l'albumen.

Parmi les graines pourvues d'un périsperme, on remarque les Nymphéacées (Nénuphar, Nymphéa) et les Pipéracées (Poivrier). Dans ces deux familles, les graines renferment en outre un albumen charnu oléagineux (fig. 1163, *h*), d'ailleurs beaucoup moins développé que le périsperme, qui, lui, est à réserve amylacée (p. 943).

Dans le Balisier (*Canna* ; Scitaminée), la graine mûre est

exalbuminée et ne renferme que le périsperme comme réserve extraembryonnaire, tandis que dans le Gingembre (*Zingiber*), autre Scitaminée, on trouve en outre un albumen charnu.

4° **Téguments et funicule.** — 1° En règle générale, les *téguments* de l'ovule subsistent dans la graine mûre.

Le plus souvent, leurs cellules perdent leur contenu pendant la maturation, se dessèchent et parfois se sclérifient; par exception, dans le Grenadier, elles s'accroissent, deviennent charnues et se gorgent de sucs acides et sucrés.

Le micropyle s'oblitère plus ou moins complètement ; il peut rester reconnaissable sous forme d'une petite proéminence cellulaire, comme dans le Haricot (fig. 1176, I, *b*), où il est contigu au hile, l'ovule de cette plante étant courbe.

a) Lorsque l'ovule est *unitegminé* (Dicotylédones gamopétales, fig. 1155, II), il arrive souvent que l'épiderme, et parfois aussi la couche extérieure du parenchyme, épaississent simplement leurs membranes et se transforment en sclérenchyme, tandis que toute la portion intérieure se trouve écrasée entre la précédente, qui résiste, et le contenu de la graine (albumen et embryon) en voie d'expansion : ainsi naît une *couche membraniforme* (Séneçon, fig. 1155, *h*). Cette région peut même être entièrement résorbée.

Exemples de structure. — Dans la Centaurée, l'épiderme du tégument allonge ses cellules perpendiculairement à la surface et les épaissit fortement. Au dessous viennent quelques assises de parenchyme, puis la couche membraniforme. On arrive enfin à l'assise protéique ou assise périphérique, seule restante, de l'albumen, qui est intimement unie au tégument. Autour du tégument, le péricarpe forme une paroi sclérifiée.

Dans l'Héliotrope, l'épiderme seul reste bien développé, et ses parois latérales et intérieures sont épaissies ; les autres assises, au nombre de 7 ou 8, sont comprimées en une couche membraniforme, suivie d'une série d'assises d'albumen, qui font corps avec le tégument.

b) Quand l'ovule est *bitegminé*, le tégument extérieur reste généralement net, tandis que l'intérieur est écrasé contre lui, tantôt totalement (Crucifères, fig. 1162, *c*), tantôt partiellement (Guimauve), ce qui rend sa présence plus difficile à reconnaître dans la graine mûre. Parfois, le tégument externe est entièrement résorbé (Graminées, p. 1009).

2° Comme les téguments, le *funicule* est le siège d'une résorption de son contenu cellulaire (amidon,...), qui émigre bien probablement en partie dans l'embryon, pour contribuer à parachever sa structure.

Cette résorption est quelquefois corrélative de l'apparition d'oxalate de calcium, produit d'excrétion, qui subsiste ensuite dans l'organe, comme on l'observe dans le Séneçon, pour l'assise sous-épidermique du tégument, et dans le Pois, pour les assises périphériques du funicule.

2. — Gymnospermes. — Chez les Phanérogames gymnospermes, le parenchyme du nucelle est entièrement résorbé au cours de la formation de la graine, en raison même du grand développement qu'acquiert chez ces plantes l'endos-

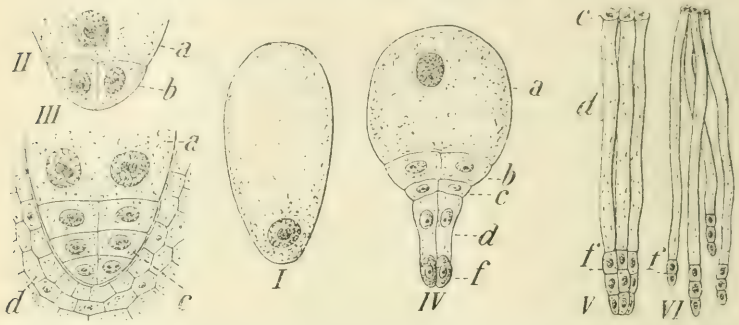


Fig. 1164 à 1167. — Développement de l'œuf des Conifères en embryon. — I, œuf, aussitôt après la fécondation; noyau en bas. — II, *b*, première tétrade de cellules du proembryon; *a*, portion supérieure de l'œuf, stérile, également pourvue de quatre noyaux, dont un seul est visible ici. — III, *c*, les trois tétrades de cellules du proembryon; *d*, endosperme. — IV, *a*, élément stérile; *b*, cellules de l'étage supérieur non accrues; *d*, cellules de l'étage moyen, déjà allongées un peu en suspenseur dans l'endosperme et cloisonnées en *c*; *f*, étage inférieur, donnant l'embryon (Epicéa). — V, Epicéa; *cd*, suspenseur; *f*, embryon unique. — VI, Pin; *f*, quatre embryons par œuf.

perme. Il ne reste donc de l'ovule que l'unique tégument, le volumineux endosperme, qui a entièrement comblé la cellule mère (fig. 1149, I, *d*), et les œufs (*f*), nés en nombre variable dans chaque ovule, et coiffés encore de leurs rosettes respectives (*g*). Pendant la maturation de la graine, les embryons, issus des œufs, ne digèrent qu'en partie l'endosperme qui les entoure.

Considérons le développement des œufs des Conifères communes (Pin, Sapin, Thuya, Cyprès, Genévrier).

1° *Formation du proembryon.* — Après la fécondation, le noyau unique de l'œuf (fig. 1164, I) gagne le fond de la cellule, et là donne naissance, par deux bipartitions successives, à quatre noyaux. Des divisions ultérieures de ces

quatre noyaux, effectuées suivant l'axe de l'œuf et accompagnées chaque fois de cloisonnements cellulosiques transverses et longitudinaux, donnent lieu en définitive à un groupe basilaire de trois tétrades de cellules superposées, constituant ce que l'on nomme le *proembryon* (fig. 1164, III, *c*).

A cet effet, les quatre noyaux se subdivisent d'abord chacun suivant l'axe de l'œuf, ce qui donne deux étages de quatre noyaux. Entre ces deux étages, ainsi qu'entre les noyaux de l'étage inférieur, apparaissent ensuite des cloisons cellulosiques (II), ce qui donne la première tétrade de cellules du proembryon (*b*), surmontée de quatre noyaux, appelés à disparaître. La première tétrade se cloisonne ensuite transversalement, à deux reprises, pour constituer le proembryon définitif.

Quant à la portion supérieure (*a*) de l'œuf avec ses noyaux, elle ne joue plus désormais aucun rôle.

Fig. 1168. — *b*, jeune embryon, non encore différencié, d'Epicéa ou Pesse; *a*, suspenseur à quatre longues cellules, se cloisonnant transversalement.

2° *Différenciation des embryons.* — Le mode de formation des embryons aux dépens du proembryon varie avec les genres.

Dans l'Epicéa (fig. 1164, V), par exemple, les cellules de la première tétrade donnent directement, en se cloisonnant, un embryon unique (*f*), tandis que, dans le Pin, le Genévrier, etc., chacune de ces cellules, préalablement isolée d'avec ses voisines, est l'origine d'un embryon distinct (VI, *f*), ce qui fait quatre embryons par œuf.

Dans l'Epicéa et le Pin, les cellules de la tétrade supérieure ne s'accroissent plus (V, *c*); celles de la tétrade moyenne, au contraire, s'allongent énormément vers le haut jusqu'à la rosette, en manière de suspenseur (IV et V, *d*), tout en se cloisonnant transversalement, et finissent par refouler les embryons dans l'endosperme sous-jacent. Ce dernier tissu joue ici le même rôle nourricier que l'albumen chez les Angiospermes.

Dans le Genévrier, etc., ce sont au contraire les cellules de la tétrade supérieure qui forment le suspenseur.

La polyembryonie des Gymnospermes est transitoire. — On voit que, chez les Gymnospermes, il y a *polyembryonie* de deux manières : soit parce que plusieurs oosphères peuvent être fécondées dans un même ovule, soit parce que le proembryon, supposé unique, peut donner naissance à quatre embryons distincts, comme il vient d'être dit. Il peut donc y avoir au maximum quatre fois autant d'embryons que d'œufs.

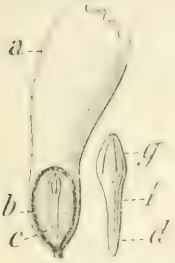


Fig. 1169. — *a*, aile du tégument de la graine de Sapin; *b*, tégument sclérifié; *c*, endosperme et embryon. — A droite, l'embryon isolé; *d*, radicule exogène; *f*, tigelle; *g*, cotylédons, ici au nombre de cinq (gr. : 4).

D'ordinaire, un seul de ces embryons, plus vigoureux, prend l'avance sur les autres, qui bientôt avortent. Cet embryon définitif (fig. 1168) différencie une tigelle (fig. 1169, *f*), des cotylédons (*g*), parfois nombreux (jusqu'à quatorze dans le Pin pignon), une gemmule et une radicule (*d*), comme celui des Angiospermes.

La graine mûre des Gymnospermes (fig. 1169, *a*) ne renferme donc, sauf exception, qu'un embryon unique entouré de l'abondante couche d'endosperme nourricier (*c*), qui n'a pas encore été utilisée à son développement, le tout recouvert du tégument (*b*).

§ 2. — LA GRAINE MURE

Définition. — Quand les transformations précédemment décrites, par lesquelles passe l'ovule après la formation des œufs, sont achevées, la graine, maintenant constituée et chargée d'une provision de réserves nutritives, traverse une phase de dessiccation, qui l'amène peu à peu à l'état de maturité.

Cette phase de *maturation* marque le prélude du passage de l'embryon de l'état de vie active à l'état de *vie latente*.

Considérons successivement : 1° d'abord la *morphologie externe*, la *structure* et les *réserves nutritives* de la graine mûre ; 2° ensuite la *vie* de cette formation, qui se détache du fruit, toutes les fois que ce dernier est déhiscent, mais qui, dans le cas contraire, reste incluse en permanence dans le péricarpe.

1. — Morphologie de la graine. — Quelles que soient

les graines considérées, elles consistent en un *tégument*, simple ou double, selon que l'ovule était lui-même unitegminé ou bitegminé (p. 824), et une *amande*.

Dans l'ordre de la complication croissante, il y a lieu de distinguer trois types:

1° Les *graines sans albumen*, chez lesquelles par conséquent l'*amande* est *simple ;*

2° Les *graines avec albumen* (Angiospermes) ou *avec endosperme* (Gymnospermes), à *amande double ;*

3° Enfin les graines, peu nombreuses et toutes angiospermes,

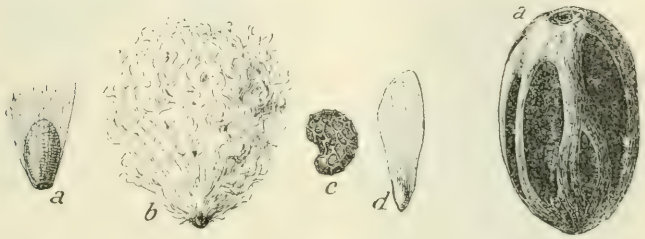


Fig. 1170. Fig. 1171.

Fig. 1170. — *a*, graine de Saule avec son aigrette ; *b*, graine de Cotonnier ; *c*, de Pavot ; *d*, graine ailée de Sapin (*a* et *c*, grossies).

Fig. 1171. — Graine du Muscadier, montrant l'arillode rouge réticulé (*a*), entourant le tégument ligneux brun (grand. nat.).

qui sont pourvues à la fois d'un *albumen* et d'un *périsperme*, et chez lesquelles conséquemment l'*amande* est *triple*.

Du tégument en général. — Le tégument séminal est marqué d'une cicatrice arrondie ou ovale, le *hile* (fig. 1176, A, *a*), par où la graine s'est détachée du funicule : on y voit la trace du faisceau libéroligneux nourricier, issu du funicule, ou directement du placenta, si la graine est sessile.

Le *micropyle* reste apparent dans le Haricot, la Saponaire, etc., sous forme d'un petit tubercule creux (fig. 1176, A, *b*), qui est situé à proximité du hile, quand l'ovule d'où procède la graine est anatrope ou campylotrope.

Le reste du tégument, diversement coloré, selon les espèces, est, tantôt uni (Pois, Haricot), tantôt couvert de tubercules (Tabac) ou d'un réseau saillant (Pavot, fig. 1170, *c*), ou encore protégé de longs poils cotonneux.

a) Dans le Cotonnier (fig. 1170, *b* et 1172), les poils séminaux, qui peuvent acquérir jusqu'à 5 centimètres de longueur,

tout en restant unicellulaires, recouvrent uniformément toute la graine ; ils consistent presque entièrement en cellulose (p. 175), le contenu de la cellule étant résorbé et la cuticule y restant mince.

Dans le Peuplier, le Saule, les poils ne forment qu'une aigrette, insérée à la base de la graine et qui facilite le transport de cette dernière par le vent (fig. 1170, *a*.)

b) Le fruit du Caféier, drupe ovale noirâtre, communément nommée *cerise* (fig. 1218), renferme normalement deux graines à albumen corné, une par carpelle, appliquées contre la cloison du noyau par une face plane ; celle-ci est parcourue dans toute sa longueur par un sillon très marqué, au fond duquel, dans le café du commerce, on trouve des débris de l'endocarpe lignifié, qui forme la cloison du fruit, et plus généralement tout le noyau, dit *parche*. Quand l'une des graines avorte, l'autre prend une forme arrondie ou ovale, mais reste néanmoins marquée d'un sillon.

Fig. 1172. — Capsule de Cotonnier au moment de la déhiscence (grand. nat.).

c) Le tégument de la graine est parfois prolongé en *aile*.

Dans le Sapin (fig. 1170, *d*), l'aile est unilatérale et allongée ; dans la Spergule (Caryophyllée), le Rhinanthe (Scrofularinée, fig. 751, *d*), la graine est entièrement bordée d'une lame membraneuse.

d) Rarement, le tégument est *charnu*, comme dans le Grenadier.

Dans la généralité des graines, il est desséché dans toute son épaisseur, mais de consistance variable. Le tégument est dit *ligneux*, quand il est très résistant et alors presque toujours épais (Pin, Dattier, Vigne) ; *papyracé*, quand il reste mince et plus fragile (Noisetier, Prunier).

La consistance du tégument séminal est d'ordinaire inverse de celle du péricarpe du fruit, comme on le voit nettement dans la datte et le raisin, où le péricarpe est charnu et le tégument ligneux ; dans la noisette et la prune, où au contraire le péricarpe est totalement ou partiellement lignifié et le tégument papyracé.

Testa ; tegmen. — Parfois le tégument se subdivise en deux couches bien distinctes et séparables : dans ce cas, si la graine provient d'un ovule bitegminé, la couche interne comprend tout au moins le tégument ovulaire interne écrasé.

Dans le Pin pignon, par exemple (fig. 1217, I), plante endospermée, dont l'ovule est unitegminé, la couche externe, très épaisse, est ligneuse ; l'interne reste mince et papyracée.

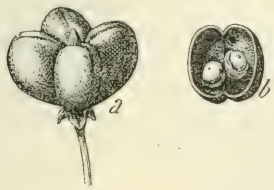


Fig. 1173.

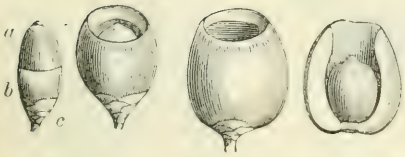


Fig. 1174.

Fig. 1175.

Fig. 1173. — *a*, fruit tétragone rouge du Fusain (*Evonymus europæus*) ; en bas, le calice ; *b*, un des carpelles du fruit jeune, ouvert pour montrer la formation progressive de l'arillode autour des graines (grand. nat.).

Fig. 1174. — Fruit de l'If (*Taxus baccata*) : états successifs. — *a*, graine ; *b*, son arille rouge en forme de coupe ; *c*, écaille carpellaire et bractées.

Fig. 1175. — Rameau femelle d'If, avec fruits mûrs. — *a*, arille rouge en forme de coupe ; *b*, graine à nu, sur l'écaille carpellaire, qui reste petite et est placée sous la coupe (grand. nat.).

Il en est de même dans le Ricin (fig. 1185), plante albuminée, dont l'ovule est bitegminé.

On qualifie parfois de *testa* et *tegmen* ces deux parties distinctes de l'enveloppe de la graine (Amandier,...).

Annexes du tégument. — *a*, Dans quelques graines, le tégument est le siège, au voisinage du hile, du développement d'une enveloppe parenchymateuse supplémentaire, nommée *arille*.

L'arille couvre entièrement la graine du Nymphéa ; dans l'If (fig. 1174 et 1175), il forme simplement une coupe rouge, charnue, largement ouverte, et qui ne laisse dépasser que le sommet de la graine.

b) On a nommé *arillode* une expansion parenchymateuse, qui forme, comme l'arille, une enveloppe plus ou moins complète à la graine, mais qui part des bords du micropyle et de là s'étend le long du tégument.

On trouve un arillode dans le Muscadier (fig. 1171), où il offre l'aspect

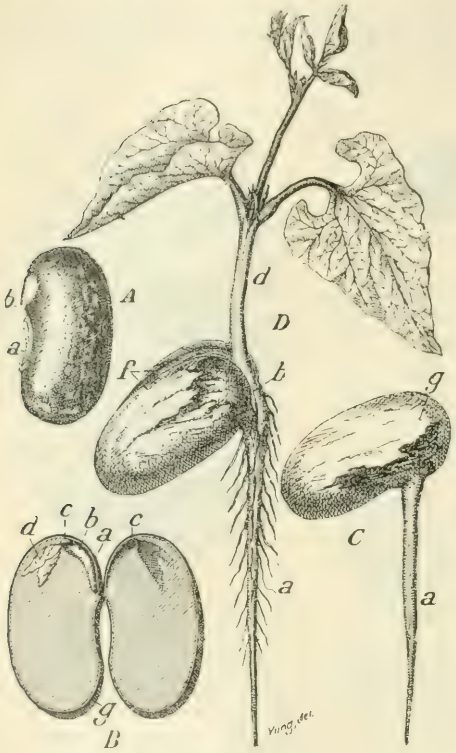


Fig. 1176 à 1177.

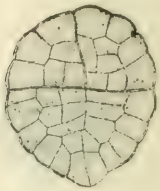


Fig. 1178.

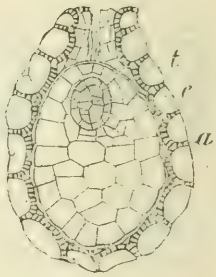


Fig. 1179.

Fig. 1176 à 1177. — Germination du Haricot d'Espagne (*Phaseolus multiflorus*). — *A*, graine ; *a*, hile ; *b*, micropyle, auquel confine la radicule. — *B*, graine ouverte ; *a*, radicule ; *b*, tigelle ; *c*, insertion du cotylédon de droite ; *d*, gemmule ; *g*, cotylédon et tégument. — *C*, *a*, racine. — *D*, plantule épanouie ; *a*, racine ; *b*, hypocotyle court, portant les cotylédons (*f*) ; *d*, épicotyle, avec la paire de feuilles primordiales simples et deux feuilles définitives trifoliolées.

Fig. 1178. — Embryon globuleux, non différencié, d'Orobanche, plante brune, parasite sur le Lierre, le Genêt, le Serpolet, etc.

Fig. — 1179. — Graine d'Orobanche. — *t*, tégument réduit à un épiderme, à cellules épaissies en fer à cheval ; *e*, embryon, non différencié ; *a*, albumen (Costantin).

d'un réseau rougeâtre, connu sous le nom de *macis*, et dans le Fusain (fig. 1173, *b*), où il constitue une enveloppe rouge complète, en manière de sac, ce qui la fait confondre au premier abord avec un arille.

c) Citons encore la *caroncule* (fig. 1184, *a*), petite excroissance de paren-

chyme, émanée des bords du micropyle et fermant ce dernier (Ricin), et la *strophiole*, émergence aliforme du raphé (Chélidoine).

Amande — 1° Graines exalbuminées. — Chez les graines exalbuminées, surtout nombreuses dans la classe des Dicotylédones, l'amande se réduit à l'embryon, et ce dernier est caractérisé par le grand développement de ses cotylédons ou feuilles séminales. Les cotylédons, à eux seuls, remplissent en effet presque entièrement la cavité de la graine : ils renferment toutes les réserves nécessaires à la constitution d'une plantule différenciée, au cours de la germination.

On distingue, comme l'on sait (fig. 1176, *B*), dans l'embryon : la radicule (*a*), dont la pointe touche le tégument au

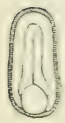


Fig. 1180.

Fig. 1181.

Fig. 1182.

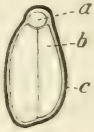


Fig. 1180. — Coupe transversale de la graine de Roquette (*Eruca sativa*, Crucifère). Les cotylédons, repliés en deux sur eux-mêmes, sont incombants.

Fig. 1181. — Coupe transversale et coupe longitudinale de la graine de Neslie (*Neslia paniculata*, Crucifère). — *a*, tigelle ; les cotylédons sont incombants.

Fig. 1182. — Coupe longitudinale et coupe transversale de la graine de Barbarée (*Barbarea vulgaris*, Crucifère). — *a*, tigelle ; *b*, cotylédons accombants ; *c*, téguments et assise protéique.

micropyle, la tigelle (*c*), la gemmule (*d*), enfin, chez les Dicotylédones, deux cotylédons (*g*), tantôt sessiles (Haricot), tantôt pétiolés (Crucifères, Lupin), et un cotylédon unique chez les Monocotylédones, plantes rarement exalbuminées (Orchidées). Jamais l'embryon ne renferme d'ébauche florale.

Les *cotylédons*, ordinairement ovoïdes et facilement séparables, sont appliqués l'un contre l'autre par une face plane, quelquefois sinueuse (Marronnier). Dans l'Erable et le Cotonnier, ils sont *plissés*.

Anormalement, on peut rencontrer *trois cotylédons* chez les Dicotylédones, par exemple dans certaines graines monstrueuses d'Amandier, de Haricot et de Chêne.

La surface de jonction des cotylédons est située, tantôt dans le plan de symétrie de la graine (Haricot, Courge, Cacaoyer), tantôt dans un plan perpendiculaire (Liliacées).

Chez les Monocotylédones, l'unique cotylédon (fig. 1192, I, *a*) offre du côté antérieur, vers son extrémité supérieure, une petite fente en dedans de laquelle se trouve la gemmule (IV, *b*) complètement enveloppée par le cotylédon ; c'est par cette fente, plus ou moins ouverte, que s'échappe la tige feuillée, lors de la germination du grain. Le cotylédon est dit ici *engainant*.

La *tigelle* et la *radicule* sont, tantôt rectilignes (Amandier), tantôt arquées (Pois, Haricot, fig. 1176, *B*). Ces organes peuvent même se relever sur les cotylédons et s'appliquer contre eux, soit sur leur face dorsale (fig. 1181), soit le long de leur zone de jonction (fig. 1182) : dans le premier cas, les cotylédons sont dits *incombants* ou *notorhizés* ; dans le second cas, *accombants* ou *pleurorhizés*. Les deux dispositions se rencontrent, selon les genres, chez les Crucifères.

L'embryon de la graine mûre reste parfois imparfait, réduit à un massif ovoïde de cellules (Orobanche, fig. 1178, Monotropa et autres parasites ; Orchidées ; Ficaire) (p. 923).

Passage des graines exalbuminées aux graines albuminées. — On a vu précédemment (p. 927) que certaines graines, en apparence dépourvues d'albumen à la maturité, renferment encore une assise (*assise protéique*) ou un petit nombre d'assises de ce tissu, mais que l'étude du développement seule peut en révéler l'existence, à cause de leur union intime avec le tégument. Cette permanence de la pellicule périphérique de l'albumen ait que les Crucifères, diverses Légumineuses (Pois, Haricot), certaines Cucurbitacées, les Quercinées (Chêne), le Marronnier, les Orchidées, etc., considérées généralement comme exalbuminées, appartiennent en réalité à la catégorie des graines avec albumen et forment un terme de passage entre les deux groupes typiques de graines.

2° **Graines albuminées ou endospermées.** — 1° *Graines albuminées.* — Dans les graines avec *albumen*, l'amande est double et comprend, d'une part, l'embryon, conformé et orienté comme il vient d'être dit, d'autre part, un albumen, d'ordinaire très apparent. Telles sont les Graminées (Blé, fig. 1186), les Liliacées, les Euphorbiacées (Ricin, fig. 1184), les Papavéracées (Pavot, fig. 1183), les Renonculacées (Renoncule, fig. 1257, Anémone), etc.

Dans les graines albuminées, les cotylédons restent généralement minces (fig. 1183), parce qu'ils n'emmagasinent que fort peu de réserves, celles-ci se trouvant spécialement localisées dans l'albumen. Ainsi, dans le Ricin, ils offrent à peu de chose près la même surface que la graine (fig. 1185, *a*) :

ils représentent deux lames délicates, à nervation palmée, adossées l'une contre l'autre au centre de l'albumen (*f*) : ce sont, en un mot, des *cotylédons foliacés*.

Fig. 1183.

Fig. 1184.

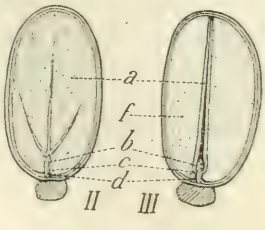


Fig. 1185.

Fig. 1183. — Coupe d'une graine de Pavot. — *a*, tégument réticulé ; *b*, embryon arqué ; *c*, albumen huileux.

Fig. 1184 et 1185. — I, graine de Ricin (grand. nat.) ; *a*, caroncule, fermant le micropyle. — II, coupe suivant la plus grande largeur. — III, coupe perpendiculaire à la précédente : *a*, cotylédons foliacés, à nervation palmée ; *b*, gemmule ; *c*, tigelle ; *d*, radicule ; *f*, albumen oléagineux.

La *position relative de l'embryon et de l'albumen* répond à deux manières d'être.

On qualifie l'embryon d'*intraire* (fig. 1183), quand il est

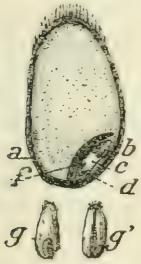


Fig. 1186.

Fig. 1187.

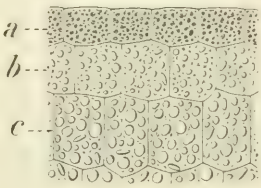


Fig. 1187 *bis*.

Fig. 1186. — Coupe longitudinale antéropostérieure d'un grain de Blé. — *a*, péricarpe et tégument ; *b*, gemmule ; *c*, tigelle ; *d*, radicule, incluse dans la tigelle ; *f*, cotylédon, appliqué contre l'albumen ; *g*, grain entier (face antérieure), montrant l'embryon ; *g'*, face opposée avec le sillon médian.

Fig. 1187. — Embryon de Graminée, grossi : en haut, face interne ; en bas, face ext. — *b*, gemmule ; *cd*, tigelle avec radicule incluse ; *f*, cotylédon.

Fig. 1187 *bis*. — Albumen du Blé. — *a*, assise périphérique, protéique, sans amidon ; *b*, *c*, assises avec grains d'amidon de plus en plus gros.

enveloppé de tous côtés par l'albumen, et alors il est tantôt droit (Ricin), tantôt arqué (Pavot, fig. 1183, *b*).

On le dit *extraire*, dans le cas contraire (Graminées, fig. 1191), par exemple dans le Blé (fig. 1186), où il est placé

à l'extrémité inférieure de la face convexe du grain, et directement appliqué contre le tégument, lui-même soudé au péricarpe; de même, dans diverses Caryophyllées (Saponaire), où l'embryon, enroulé en anneau, fait le tour de l'albumen.

La surface de l'albumen, généralement unie, est quelquefois sillonnée; l'albumen est alors dit *ruminé* (Muscadier).

Exceptionnellement, l'albumen ne remplit pas tout l'espace laissé libre dans la graine par l'embryon. Dans le Cocotier, par exemple (fig. 1193), l'albumen charnu ne forme qu'une

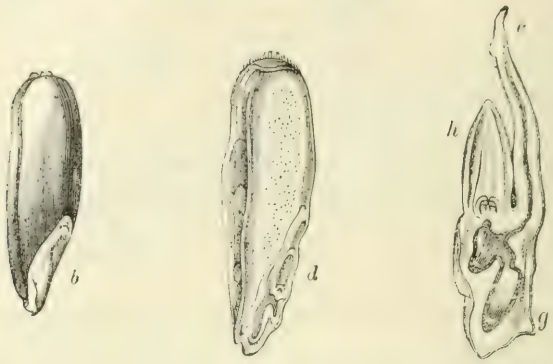


Fig. 1188 à 1190. — *b*, grain de Seigle entier, avec l'embryon vu par transparence; *d*, coupe du grain, montrant les organes de l'embryon et l'albumen; *ge*, cotylédon de l'embryon isolé, tourné symétriquement par rapport au précédent (en noir, la méristèle); le cotylédon est concrescent en bas à la tigelle. A gauche, en haut, la gemmule (*h*); en noir, en bas, la radicule, incluse dans la tigelle, et un peu au-dessus une racine latérale.

couche blanche pariétale, doublant le tégument très épais et lignifié (*b*) : la cavité centrale contient, dans la graine encore fraîche, un suc laiteux nutritif.

Embryon des Graminées. — Chez les Monocotylédones, plantes en majorité albuminées, le *cotylédon* unique est d'ordinaire ovoïde, allongé ou conique (fig. 1191, *f*) et engainant dans sa portion supérieure, ce qui masque plus ou moins complètement la gemmule. Celui des Graminées (Blé, Maïs) revêt fréquemment la forme d'un écusson ovale (fig. 1187, *f*), et il se développe presque autant en dessous de son insertion sur la tigelle qu'en dessus, où il entoure la gemmule.

Dans certains genres, la partie descendante du cotylédon est concrescente avec la tigelle (fig. 1188, *g*) et alors d'ordinaire un peu plus courte qu'elle (Blé, Avoine,..) ; dans

d'autres, cette même partie est libre, comme la portion montante (Canne à sucre, fig. 1191, *ff*), et même elle peut se replier en avant de la pointe de la tigelle, pour se terminer, de ce côté, entre la paroi du grain et la tigelle (Maïs), auquel cas l'embryon est presque entièrement enveloppé par le cotylédon. Cette différence de conformation intervient dans la classification. Le cotylédon des Graminées renferme une ébauche de méristèle (fig. 1191, *f*), issue de la tigelle.

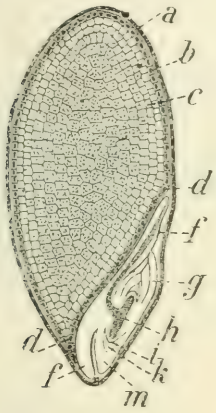


Fig. 1191.

Fig. 1192.

Fig. 1191. — Fruit d'Andropogon (*Andropogon nutans*). — *a*, péricarpe et tégument séminal ; *b*, assise protéique digestive ; *c*, albumen farineux ; *dd*, partie de l'assise protéique qui confine à l'épiderme du cotylédon ; *f*, *f*, cotylédon avec sa méristèle ; sa portion descendante est libre ; *g*, gemmule ; *h*, tigelle avec son cordon procambial ; *i*, radicule incluse dans la tigelle ; *k*, cavité qui la renferme ; *m*, extrémité inférieure de la tigelle.

Fig. 1192. — I, embryon de l'Avoine ; *a*, cotylédon, qui enveloppe, comme d'une gaine, la gemmule *b* ; *c*, trace de deux racines latérales, nées de la tigelle *d* ; *f*, base de la tigelle avec *radicule incluse* (voir figure précédente) ; *g*, épiblaste (second cotylédon ?). — II, section transversale au milieu de la tigelle : au centre, deux cordons procambiaux. — III, section transversale au niveau des deux racines latérales *c* ; *i*, faisceau procambial unique. — IV, niveau de la gemmule *b*, préfeuille ; puis feuilles normales distiques.

La *gemmule* des Graminées est formée de feuilles bien différenciées, disposées en deux séries (disposition *distique*). La feuille la plus extérieure, qui enveloppe entièrement la gemmule (fig. 1192, *b*), consiste simplement en une gaine conique, à bords concrescents, que traversera la feuille suivante (fig. 700, *a*) au moment de la germination ; elle est pourvue de deux méristèles, comme la glumelle interne de la fleur (fig. 885, III, *b*). La seconde feuille a les bords de sa gaine libres

et elle donne, comme les suivantes, une feuille normale ; ces feuilles renferment un nombre impair de méristèles, dont une médiane, comme la glumelle externe de la fleur (fig. 885, III, *a*).

La tigelle des Graminées porte, en face du cotylédon, et à peu près au même niveau, un autre appendice, nommé *épiblaste* (fig. 1192, *g*), que l'on peut considérer comme une feuille, en quelque sorte comme un second cotylédon, malgré sa structure uniquement parenchymateuse, dépourvue de méristèles (p. 330). C'est dans ce sens que l'on pourrait qualifier l'embryon des Graminées de dicotylédoné. L'épiblaste reste d'ordinaire court ; assez souvent même, il est entièrement atrophié, sans doute parce qu'il est resserré entre la tigelle et la paroi du grain, ce qui gêne son développement.

2° *Graines endospermées.* — Chez les Gymnospermes, la graine contient, comme tissu de réserve, non de l'albumen.

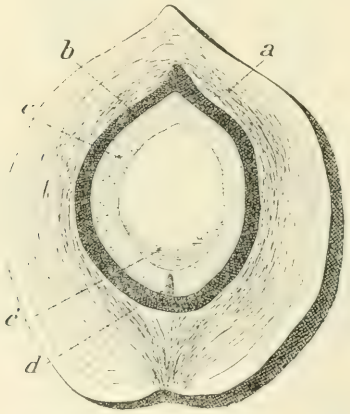


Fig. 1193.

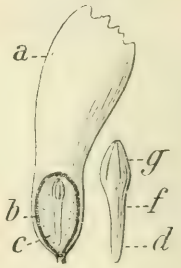


Fig. 1194.

Fig. 1193. — Coupe de la graine unique du Cocotier (*Cocos nucifera*). — *a*, péricarpe drupacé, à nombreux filets libéroligneux ; *b*, tégument ligneux de la graine ; *c*, couche d'albumen ; *c'*, partie laiteuse de l'albumen du fruit, récemment mûri ; *d*, embryon monocotylédoné.

Fig. 1194. — *a*, aile du tégument de la graine du Sapin ; *b*, tégument sclérifié ; *c*, endosperme et embryon. — A droite, l'embryon isolé ; *d*, radicule exogène ; *f*, tigelle ; *g*, cotylédons, ici au nombre de cinq (gr. : 4).

que ces plantes ne produisent à aucun moment, mais de l'*endosperme* (p. 878), tissu éphémère, comme tel, et d'ailleurs rudimentaire, chez les Angiospermes (p. 873).

Dans ce groupe de Phanérogames, on remarque une certaine infixité dans le nombre des cotylédons, soit d'espèce à

espèce dans un même genre, soit de graine à graine dans une même espèce. Ainsi, le Pin pignon (fig. 1217, I) offre de 3 à 14 cotylédons, allongés déjà comme les feuilles aiguillées définitives de la plante adulte et étroitement appliqués autour de la gemmule, dans l'axe de l'endosperme ; le Thuya en renferme de 2 à 4 ; le Sapin, jusqu'à 5 (fig. 1194, *g*), mais d'ordinaire deux seulement.

3° Graines albuminées et périspermées. — Dans ce troisième type de structure, d'ailleurs rare (fig. 1163), l'embryon

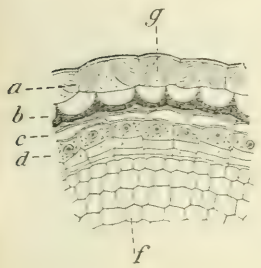


Fig. 1195.

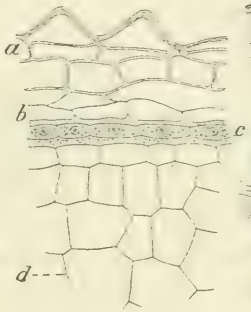


Fig. 1196.

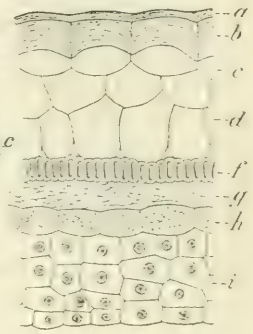


Fig. 1197.

Fig. 1195. — Partie périphérique de la graine de Capselle (*Capsella Bursa pastoris*). — *a*, épiderme tégumentaire avec mucilage ; *g*, cuticule ; *b*, assise sclérifiée ; *c*, tégument interne écrasé, sauf la dernière assise ; *d*, assise protéique, suivie de deux autres assises éphémères d'albumen ; *f*, embryon (gr. : 200) (Guignard).

Fig. 1196. — Graine de Balsamine (*Impatiens parviflora*). — *ab*, tégument externe ; *b*, tégument interne écrasé ; *c*, assise protéique avec granules aleuriques et amylacés ; *d*, embryon (gr. : 200) (Guignard).

Fig. 1197. — Graine de Lin (*Linum usitatissimum*). — *a*, cuticule ; *b*, mucilage ; *c*, cavité des cellules épidermiques ; *d*, parenchyme du tégument externe ; *f*, assise sclérifiée ; *g*, tégument interne ; *h*, son assise brune ; *i*, albumen (gr. : 200) (Guignard).

est enveloppé d'un albumen peu développé et ordinairement charnu (oléagineux), à son tour renfermé dans un épais périsperme, à réserve amylacée, et qui n'est pas autre chose que la portion restante du nucelle ovulaire accru (p. 928). L'amande de ces graines est donc triple (Nymphéa, Poivrier).

Le périsperme peut d'ailleurs exister seul (Balisier).

2. — Structure de la graine. — 1° Tégument. — En étudiant la différenciation des téguments ovulaires au cours de

la maturation de la graine, on a suffisamment décrit la structure d'ensemble de l'enveloppe séminale définitive (p. 929).

Quand le tégument est ligneux, totalement (Vigne) ou partiellement (Pin pignon), les membranes lignifiées sont épaissies par apposition de couches concentriques, qui peuvent aller jusqu'à combler la cavité cellulaire et constituer du sclérenchyme court typique (fig. 277).

Quand sa consistance est moindre, ce qui est le cas général, une ou un petit nombre seulement d'assises de parenchyme s'épaississent et se sclérifient (fig. 1197, *f*) ; les autres se dessèchent et se vident (fig. 1196), sans s'épaissir sensiblement, ou bien elles sont écrasées (tégument ovulaire interne, fig. 1197, *g*).

Il arrive aussi qu'il n'y ait aucune sclérification du tégument séminal, et même qu'il devienne charnu (Grenadier).

L'*épiderme*, sclérifié chez certaines espèces (Centaurée) est le siège chez d'autres (Crucifères, fig. 1195, *a*; Lin, fig. 1197, *c*) d'une apposition de couches de mucilage contre les faces externes et latérales. Lorsque de pareilles graines sont abandonnées dans l'eau, le gonflement du mucilage provoque l'éclatement de l'épiderme, ce qui noye les graines dans la masse mucilagineuse épanchée.

Diversité de structure du tégument. — *a*) Dans la Capselle (Crucifère), le tégument séminal comprend d'abord deux assises pour le tégument

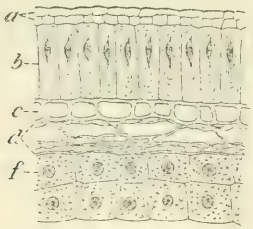


Fig. 1198.

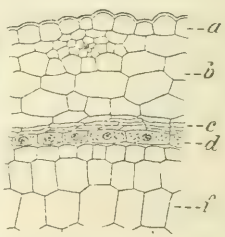


Fig. 1199.

Fig. 1198. — Tégument séminal de la Guimauve (*Althæa officinalis*). — *a*, épiderme et assise sous-épidermique; *b*, assise sclérifiée à hautes cellules ; *c*, assise brune; *d*, parenchyme plus ou moins écrasé du tégument interne ; *f*, deux assises d'albumen (gr. : 200) (Guignard).

Fig. 1199. — Graine de Vipérine (*Echium vulgare*). — *a*, épiderme du tégument ; *b*, parenchyme non écrasé avec faisceau nourricier; *c*, couche membraniforme du tégument; *d*, assise protéique; *f*, parenchyme de l'embryon (gr. : 200) (Guignard).

externe, savoir (fig. 1195), l'*assise à mucilage* (*a*) et l'*assise sclérifiée* (*b*); puis vient la *couche membraniforme* (*c*), due à l'écrasement du tégument ovulaire interne entier, sauf son assise intérieure. L'assise sui-

vante (*d*), qui fait corps avec le tégument, représente l'assise périphérique seule subsistante de l'albumen.

b) Dans la Balsamine (fig. 1196), le tégument ovulaire externe (*ab*) dessèche simplement les trois ou quatre assises de cellules qui le composent ; puis vient la couche membraniforme avec l'assise protéique (*c*).

c) Dans le Lin (fig. 1197), le tégument externe de l'ovule est représenté par trois assises, dont la première, l'épiderme, est comblée de couches de mucilage (p. 136) ; viennent ensuite une assise sclérifiée (*f*), première assise du tégument ovulaire interne, la couche membraniforme (environ dix assises écrasées) et une assise (*h*) de grandes cellules brunes, qui communiquent leur teinte à la graine entière : le développement montre que, malgré son apparence d'assise protéique, cette assise brune appartient ici au tégument interne dont elle constitue la limite.

d) Parfois l'assise épaissie développe ses cellules perpendiculairement à la surface (fig. 1198, *b*) et même forme à elle seule la majeure partie de l'épaisseur du tégument (Guimauve, Adansonier).

e) Une des structures les plus simples est celle du tégument de diverses Borraginées (Héliotrope) : l'épiderme de l'unique tégument ovulaire subsiste seul, tout le reste de cette formation se trouvant écrasé en couche membraniforme contre l'embryon. Il en est de même de l'Orobanche (fig. 1179, *t*). Dans certaines Borraginées (fig. 1199), ainsi que chez les Composées, au contraire, les assises sous-épidermiques (*b*) restent distinctes.

Nervation du tégument. — La nervation du tégument, rarement *pennée*, est le plus souvent *palmée* (p. 865).

2° Embryon. — 1° *Axe.* — La structure de l'*axe embryonnaire* (tigelle et radicule) reste d'ordinaire purement cellulaire jusqu'au moment de la germination.

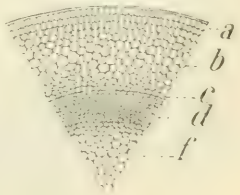


Fig. 1200. — Section transversale de la tigelle d'un embryon. — *a*, épiderme ; *b*, parenchyme cortical ; *c*, endoderme ; *d*, anneau procambial, dans lequel se différencieront les faisceaux libéroligneux ; *f*, moelle.

Sur la section transversale de la tigelle (fig. 1200), on discerne néanmoins les limites des trois futures régions de ce membre : l'épiderme (*a*), l'écorce (*b*) et le cylindre central, avec le manchon annulaire (*d*) du méristème des futurs faisceaux.

Sur les coupes longitudinales, les futurs faisceaux libéroligneux sont représentés par des cordons de cellules, plus étroites que les cellules adjacentes qui subsisteront à l'état de parenchyme fondamental ; parfois cependant (Chêne), on y voit déjà des vaisseaux et des tubes criblés différenciés.

Les ébauches des faisceaux sont désignées sous le nom de *faisceaux* ou *cordons procambiaux*, parce que leur différen

ciation donne lieu, non seulement aux faisceaux libéro-ligneux, mais au *cambium* ou assise génératrice interposée au bois et au liber (p. 337).

Le sommet de la radicule (fig. 1201) montre distinctement le méristème des trois régions.

2° *Cotylédons.* — Les *cotylédons*, premières feuilles de la plante, comprennent : l'épiderme, le parenchyme et l'ébauche des faisceaux conducteurs, lesquels ne se différencient d'ordinaire que pendant la germination (fig. 1203) ; leur structure est symétrique par rapport à un plan, comme celle des feuilles ordinaires.

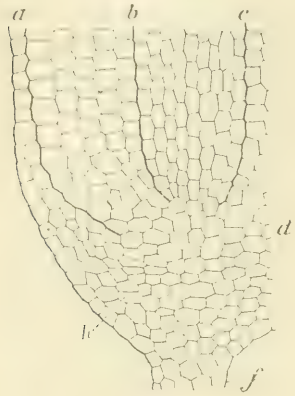


Fig. 1201. — Coupe longitudinale de la radicule de l'embryon d'Aconit (*Aconitum pyrenaicum*). — *a-g*, épiderme simple (les premières cellules, près *a*, peuvent appartenir à la tigelle) ; *h*, épiderme composé de la radicule ; *ab*, méristème cortical (*b* sépare l'endoderme et le péricycle) ; *bc*, méristème du cylindre central ; *d*, niveau du groupe, ici nombreux, d'initiales ; *f*, suspenseur de l'embryon (gr. : 200) (Flahault).

a) L'*épiderme* des cotylédons est formé d'une seule assise de cellules, ordinairement aplaties tangentiellement ; le contour des cellules est polyédrique de face, parfois allongé suivant l'axe de l'organe (Cerisier, Abricotier) ; la cuticule y est mince. La membrane, d'ordinaire unie, est parfois pourvue de nombreux replis intérieurs (fig. 1202, I).

Les stomates existent, tantôt complètement formés, et alors soit sur l'une des faces seulement, soit sur les deux ; tantôt encore dépourvus d'ostiole (fig. 1202, II), et alors toujours répartis sur les deux faces de l'organe et reconnaissables à la petitesse ou à la disposition de leurs cellules (Lin).

Toujours dépourvu de poils, l'épiderme cotylédonaire porte assez souvent des éléments glanduleux.

b) Le *parenchyme cotylédonaire* comprend un nombre très variable d'assises, bourrées de réserves nutritives. Toujours supérieur à quatre, ce nombre peut s'élever à quinze dans divers cotylédons foliacés, et à plusieurs centaines dans les gros cotylédons tubéreux. On en trouve, par exemple, 140 dans le Marronnier.

Le parenchyme est tantôt *homogène* ou *centrique*, tantôt *bifacial*. Dans le premier cas, fréquent dans les cotylédons épais, il consiste en cellules arrondies ou polyédriques (fig. 1203, *f*), laissant entre elles des méats (Marronnier, Maïs, Haricot) ; dans le second cas, plus particulièrement caractéristique des cotylédons foliacés, on trouve un parenchyme palissadique à la face supérieure, et un parenchyme arrondi ou polyédrique à la face inférieure (Ricin, Erable), plus ou moins nettement séparé

du précédent. Jamais le parenchyme n'est palissadique à la face inférieure, même quand les feuilles définitives en offrent de ce côté.

Dans le Laurier noble, quelques cellules de parenchyme sécrètent déjà de l'huile essentielle ; dans le Lierre (fig. 1203), les canaux sécréteurs (*a*) ne se différencient qu'au cours de la germination.

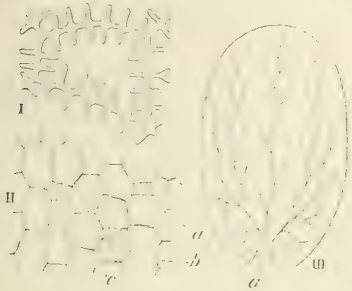


Fig. 1202.

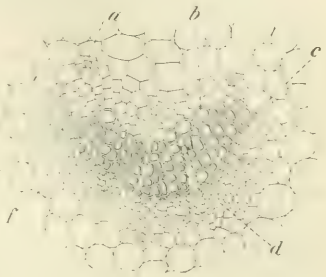


Fig. 1203.

Fig. 1202. — I, cellule épidermique du cotylédon du Marronnier, avec ses expansions de membrane (de face). — II, formation des stomates du Lin ; *a*, la cellule mère, séparée, par deux cloisons, d'une cellule épidermique ; *c*, les deux cellules stomatiques, encore sans ostiole ; *b*, cellules épidermiques ordinaires (gr. : 250). — III, nervation du grand cotylédon de l'Oranger (*Citrus aurantium*) (gr. : 4) (Godfrin).

Fig. 1203. — Coupe transversale de la nervure médiane du cotylédon du Lierre (*Hedera Helix*), à la fin de la germination. — *a*, canal sécréteur avec son cercle de cellules sécrétrices ; *b*, faisceau ligneux ; *c*, zone génératrice ; *d*, liber ; *f*, parenchyme (gr. : 180) (Godfrin).

Le parenchyme qui confine à l'épiderme supérieur reste parfois doué d'activité génératrice et alors multiplie par des cloisonnements tangentiels le nombre de ses assises pendant la germination (Noisetier).

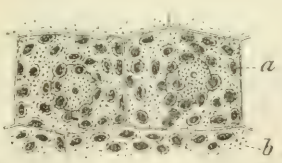


Fig. 1204.

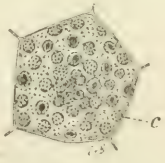


Fig. 1205.

Fig. 1204. — Cellules de la tigelle d'un jeune embryon de Haricot (*Phaseolus vulgaris*). — *a*, ébauche des futurs leucites, avec grain d'amidon formateur simple ; *b*, protoplasme, avec nombreux petits grains d'aleurone (gr. : 1000).

Fig. 1205. — Cellule d'un embryon mûr. — *c*, leucites jaunâtres, les uns sans amidon, les autres avec reste d'amidon formateur.

c) Les *faisceaux libéroligneux* des cotylédons restent à l'état procambial jusqu'au moment de la germination, sauf dans quelques gros embryons, à réserve purement amylacée, où ils sont déjà nettement différenciés en bois et liber (Chêne, Châtaignier, Marronnier). Parfois on y rencontre déjà des canaux sécréteurs, constitués comme dans la région libérienne des faisceaux procambiaux des Térébinthacées (Pistacier).

Tantôt les cotylédons n'ont qu'une *nervure unique*, alors médiane (Ail, Conifères); ailleurs, elle se ramifie latéralement suivant le mode *penné*, cas très rare (Tilleul, Trigonelle); le plus ordinairement, plusieurs nervures pénètrent dans le cotylédon, en divergeant et en se ramifiant, suivant le mode *palmé* (fig. 1202, III).

Les ramifications des nervures s'anastomosent généralement en réseau (Erable, Amandier); mais elles peuvent aussi rester indépendantes (Chêne, Citronnier, Arachide).

d) Le *contenu cellulaire* des cotylédons, ainsi que celui de l'axe, comprend, d'abord le protoplasme, chargé de réserves, et le noyau, difficiles à distinguer désormais jusqu'à la germination, à cause même de l'abondance des réserves; en outre, des leucites verts (Pistacier, Pin, Pois), ou incolores ou jaunâtres (Haricot, fig. 1205, Lupin, Ricin), destinés à devenir des corps chlorophylliens actifs pendant la germination. Ces leucites (fig. 1204) se constituent aux dépens de grains d'amidon (p. 74), dont ils peuvent du reste renfermer encore des traces dans la graine mûre (tigelle du Haricot, fig. 1205, du Pois); dans le Lupin (L. blanc,...), ainsi que dans les plantes à cotylédons foliacés en général (Ricin), cet amidon transitoire a entièrement disparu à la maturité (fig. 95, *f*).

3° **Albumen.** — L'albumen est un petit organisme parenchymateux transitoire, qui sert à alimenter les premiers

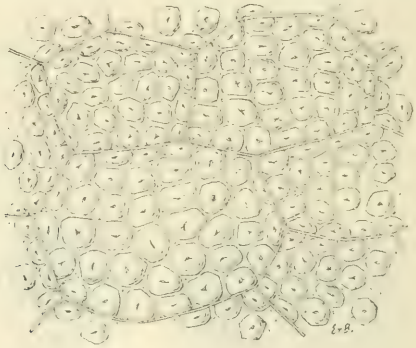


Fig. 1206. — Albumen du Maïs (portion profonde). Les cellules polygonales renferment des grains d'amidon serrés, à hile occupé par une petite fissure, due à la dessiccation (gr. : 600).

développements de l'embryon pendant la germination, et qui a déjà rempli cette destinée chez les graines dites sans albumen (p. 926), lorsqu'elles sont arrivées à maturité.

Les cellules de l'albumen (fig. 1206), tantôt polyédriques, tantôt arrondies (Ricin) ou irrégulières, sont étroitement unies les unes aux autres, et, sauf de rares exceptions, dépourvues de méats. A cause même de leur mode de formation (p. 923), elles se présentent souvent associées en *files radiales*.

On remarque que les assises les plus intérieures de ce tissu nourricier sont souvent écrasées et réduites à une sorte de pellicule, par suite de la digestion dont leur contenu a déjà été l'objet de la part de l'embryon adjacent.

Les membranes, ordinairement cellulosiques, sont tantôt minces (Ricin, Blé, Maïs), tantôt fortement épaissies par apposition de principes de réserve (Palmiers, Caféier), au point d'oblitérer parfois la cavité cellulaire (fig. 1216) (Mélilot : albumen de Phytéléphas ou *ivoire végétal*). Dans ce cas, l'albumen acquiert une grande dureté, et les couches d'épaississement de la membrane primaire sont tantôt cellulosiques (Palmiers), tantôt de nature pectique et alors mucilagineuses (Trigonelle, Caroubier, Mélilot, fig. 1215 et 1216).

Le contenu cellulaire de l'albumen est représenté, à part le protoplasme et le noyau, par d'abondantes réserves. Dans les graines mûres, le noyau est assez fréquemment résorbé, et alors l'albumen, dénué de vitalité, se trouve dans l'impossibilité de digérer lui-même ses réserves pendant la germination de la graine (p. 986).

3. — Réserves nutritives. — Considérons successivement les réserves des *cotylédons* et celles de l'*albumen*.

Dans la tigelle et la radicule, elles sont d'ordinaire les mêmes que dans les cotylédons.

1° Réserves des cotylédons. — Les unes sont *figurées* et prépondérantes, les autres *dissoutes* dans le suc cellulaire.

1° *Réserves figurées.* — *a*) La *réserve figurée albuminoïde* est représentée essentiellement par les *grains d'aleurone*, formations spéciales aux graines et qui ont été précédemment étudiées (p. 80).

Tantôt ces grains sont sans enclaves (fig. 1207) et alors réduits à la substance fondamentale amorphe, partiellement soluble dans l'eau, ce qui donne une apparence trouée aux grains de ce genre observés dans ce liquide (Haricot, Lupin) : tantôt ils sont pourvus de globoïdes, produit nutritif (fig. 1212), ou d'un cristal d'oxalate de calcium (Erable, Cerisier). Ce dernier corps (fig. 1211), n'étant pas utilisé par la plantule lors de la germination, représente une excrétion, et non une réserve nutritive.

Les grains d'aleurone naissent tardivement, parfois seulement lorsque les graines approchent de leur taille de maturité

et entrent dans la phase de dessiccation (Pois) (p. 83); on peut du reste provoquer l'apparition de ces corpuscules dans une graine qui en est encore dépourvue, en la desséchant à l'étuve à une douce température (Pois, Lupin, etc.).

L'aleurone forme environ le quart des réserves des graines

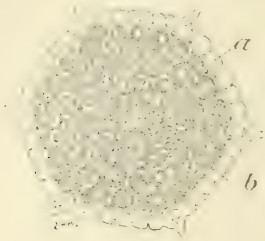


Fig. 1207.

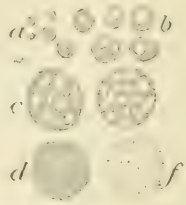


Fig. 1208.

Fig. 1207. — Cellule de parenchyme des cotylédons du Lupin blanc. — *a*, membrane avec épaississements de cellulose de réserve (voy. fig. 1234, *b*) et ponctuations; *b*, grains d'aleurone vus dans l'eau; au centre, le noyau (gr. : 800).

Fig. 1208. — Formation des grains d'aleurone du Lupin. — *a*, grains jeunes compacts; *b*, *c*, grains plus âgés, vacuolaires, de la graine presque mûre; *d*, grain d'aleurone intact du Haricot; *f*, le même dans l'eau, réticulé.

de Légumineuses, proportion considérable, qui fait de ces graines un aliment plastique très azoté (p. 502).

b) Les *réserves figurées ternaires* sont :

1° L'*amidon* (fig. 1209, *a*), la plus fréquente de toutes (Haricot, Châtaignier,...);

2° La *cellulose de réserve*, appliquée sur les membranes en couches plus ou moins épaisses (Lupin, fig. 1234, I, *b*) : cette cellulose spéciale ne bleuit pas par le chloroiodure de zinc, ni par les autres réactifs de la cellulose normale;

3° L'*amyloïde* (fig. 1210, *b*), principe voisin de l'amidon, directement bleuissable comme lui par l'eau iodée, mais appliqué contre les membranes, comme la réserve précédente; on le rencontre chez certaines Légumineuses (Tamarinier), dans la Balsamine, la Capucine, la Primevère, la Pivoine (p. 116).

4° L'*huile*, plus ou moins finement émulsionnée dans le protoplasme (Amandier, Noyer, Citronnier, Pistacier).

Jamais les cotylédons n'offrent de mucilage, comme certains albumens.

Groupement des réserves cotylédonaires. — Le plus souvent, deux au

moins des substances de réserve précédentes se trouvent associées dans les mêmes cotylédons.

Sous ce rapport, on distingue les types suivants :

1° Les cotylédons purement *amylacés*, ne renfermant, comme réserve figurée, que de l'amidon (Chêne, Châtaignier, Kola), ou *amylacés* et *oléagineux*, comme ceux du Marronnier d'Inde, qui renferment quelques centièmes d'huile ; ils ne sont jamais accompagnés d'albumen dans la graine mûre.

2° Les cotylédons essentiellement *aleuriques*, sans amidon, comme ceux du Lupin blanc (fig. 1207), où l'aleurone forme le tiers environ de

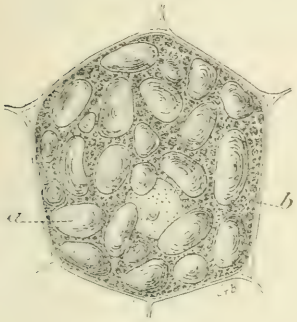


Fig. 1209.

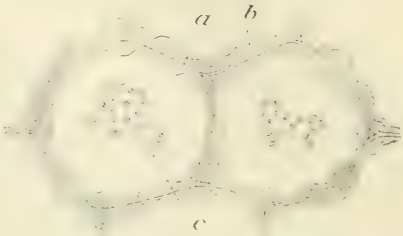


Fig. 1210.

Fig. 1209. — Cellule cotylédonaire du Haricot à la maturité. — *a*, grains d'amidon de réserve, à hile central; *b*, grains d'aleurone, très petits, masquant le protoplasme; on voit le noyau (gr. : 900).

Fig. 1210. — Cellules cotylédonaires du *Goodia latifolia* (Légumineuse). — *a*, membrane cellulosique; *b*, couche apposée d'amyloïde; *c*, protoplasme et corps chlorophylliens contractés (Nadelmann).

la masse de la graine sèche (ce qui donne la proportion élevée de 5 p. 100 d'azote), mais qui contiennent aussi des épaississements cellulosiques de membranes (fig. 1234, I, *b*), et même des traces d'huile. Ceux de la Trigonelle sont purement aleuriques, mais en outre accompagnés d'un albumen mucilagineux.

3° Les cotylédons *aleuriques et amylacés* ou *cotylédons farineux* (fig. 1209), généralement très gros et non accompagnés d'albumen ; tels sont ceux de nos Légumineuses alimentaires. Ces derniers renferment le quart environ de leur poids sec en albuminoïdes, soit 4.5 p. 100 environ d'azote (Haricot, Pois, Fève, Lentille, Gesse, Vesce, Lupin jaune).

4° Les cotylédons *aleuriques et oléagineux* ou *cotylédons charnus*, les plus nombreux de tous (Amandier, Cerisier, Citronnier, Lupin polyphylle, Blé, et presque tous les cotylédons foliacés : Fusain, Ricin, Pin, genres pourvus en outre d'un albumen ou d'un endosperme de même nature). Dans l'Indigotier (Légumineuse), les cotylédons sont oléoaleuriques, et l'albumen au contraire mucilagineux.

5° Les cotylédons *aleuriques, oléagineux et amylacés ;* cette réserve triple se rencontre dans le Cacaoyer, le Pistacier, le Laurier noble, le Maïs ; toutefois, la réserve d'huile est peu abondante dans ce dernier

genre. Dans le Tamarinier de l'Inde, qui se rattache à ce groupe, l'amidon est remplacé par l'amyloïde, apposé sur les membranes (fig. 1210).

Il faut remarquer que, parmi les groupes précédents de cotylédons, ceux qui sont dépourvus d'amidon à la maturité, c'est-à-dire les cotylédons aleuriques ou charnus, en renferment pendant la période de formation de l'embryon ; mais il est résorbé au cours de la maturation de la graine, pour contribuer notamment à former le substratum (leucite) des futurs corps chlorophylliens (p. 74). Ce phénomène se produit d'ailleurs aussi dans les autres cotylédons : ainsi, le cotylédon du Maïs ne diffère pas autrement de celui du Blé que parce qu'il conserve encore à la maturité une partie de l'amidon de la phase antérieure (fig. 1205), tandis que, dans le Blé, cet amidon a entièrement disparu à la maturité, ce qui permet de mieux reconnaître les leucites.

2° *Réserves dissoutes.* — Les *réserves dissoutes* des cotylédons consistent en *eau* et en *principes organiques* et *minéraux*.

a) Les *principes organiques* les plus importants sont des *albuminoïdes* (albumine, caséine, lécithine, p. 87) ; des *hydrates de carbone*, comme le *galactane* (p. 120), très abondant dans les Légumineuses (Lupin : le *saccharose*, qui existe en petite proportion dans la Fève, la Vesce : des *acides organiques*, en partie libres, et en partie combinés aux bases alcalines ou terreuses, comme l'acide citrique et l'acide oxalique dans le Lupin blanc (p. 151).

Les *principes tanniques* existent parfois dans l'amande jeune ; mais ils disparaissent pendant la maturation.

Les acides libres et les sels acides agissent au moment de la germination pour favoriser le départ des réserves insolubles de la graine (p. 978).

b) Les *principes minéraux* ne sont autres que des *sels*, renfermant les éléments essentiels du corps, autres que ceux contenus dans les matières organiques.

Ce sont : du phosphate acide de potassium ou de sodium : du sulfate de potassium ou de calcium, le premier très abondant dans le Lupin blanc, le second dans le Lupin jaune, des chlorures, etc.

Sels combinés. — Il faut remarquer que certains sels, notamment les phosphates, quoique abondants dans les graines mûres, sont difficiles à mettre en évidence par les réactions microchimiques (p. 159), parce qu'ils se trouvent là en combinaison lâche avec des principes de l'ordre des albuminoïdes. Mais, dès les premières phases de la germination, ils redeviennent libres et par suite directement reconnaissables.

2° **Réserves de l'albumen.** — D'après la nature des réserves

figurées, il y a lieu de distinguer quatre catégories d'albumens :

1° Les albumens *aleuriques et oléagineux*, renfermant des grains d'aleurone et de l'huile, ordinairement émulsionnée dans le protoplasme (fig. 1212). Cette dernière réserve leur

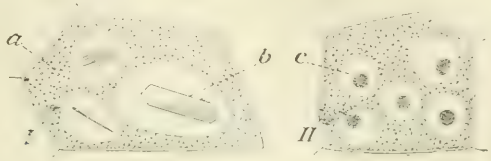


Fig. 1211. Fig. 1212.

Fig. 1211 et 1212. — Cellules cotylédonaires d'une graine presque mûre de Scorzonère (*Scorzonera hispanica*). — *a*, protoplasme avec huile émulsionnée ; *b*, oxalate de calcium (prisme et raphides) et suc de futurs grains d'aleurone ; *c*, globoïdes et suc albumineux de futurs grains d'aleurone (Wakker).

donne une consistance molle, d'où leur autre nom d'*albumens charnus* (Ricin, Lin, Pavot, Cocotier, fig. 1193).

Les grains aleuriques du Ricin renferment chacun un cristalloïde et un globoïde (fig. 1213).

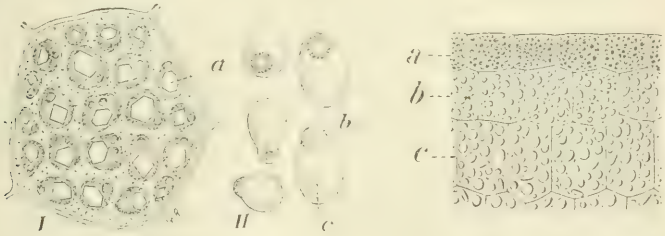


Fig. 1213. Fig. 1214.

Fig. 1213. — I, cellule d'albumen de Ricin ; *a*, grains d'aleurone avec cristalloïde et globoïde (gr. 800). — II, grains isolés, observés dans l'huile ; *b*, globoïde ; *c*, substance fondamentale amorphe (cristalloïde invisible).

Fig. 1214. — Coupe des assises périphériques de l'albumen du Blé. — *a*, assise protéique ou assise digestive, dépourvue d'amidon ; *b*, assise avec petits granules amylacés ; *c*, assises à grains d'amidon de plus en plus gros.

2° Les albumens *aleuriques et amylacés* ou *albumens farineux* sont de consistance ferme (Graminées, Sarrasin).

Au centre, l'albumen du Blé, par exemple, est presque exclusivement amylacé (fig. 1206) ; vers la périphérie, des grains d'aleurone de plus en plus nombreux et très petits se mêlent à l'amidon (fig. 1214, *bc*) ; enfin dans l'assise superficielle ou *assise protéique digestive* (*a*), l'amidon manque.

C'est l'aleurone des Céréales, qui constitue le *gluten*, mélange de gluten-caséine et de gluten-fibrine (p. 82).

3° Le troisième groupe est celui des albumens *cellulosiques* ou *mucilagineux* (fig. 1216). Ils sont constitués en presque totalité par des épaississements de membranes, qui comblent plus ou moins complètement la cavité cellulaire. D'ordinaire leur consistance est très dure : ainsi, l'albumen de la volumineuse graine du Phytéléphas (Palmier), communément nommé *ivoire végétal*, est susceptible d'être travaillé comme l'os et la corne. De là l'autre nom d'*albumens cornés*. La cavité cellulaire renferme ici un contenu granuleux (fig. 1215).

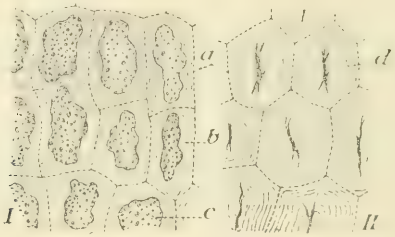


Fig. 1215. Fig. 1216.

Fig. 1215. — Albumen mucilagineux de Caroubier (*Ceratonia siliqua*). — *a*, membrane primaire, à la fin gélifiée ; *b*, mucilage apposé ; *c*, contenu cellulaire assez abondant, avec aleurone et huile.

Fig. 1216. — Albumen mucilagineux de Trigonelle (*Trigonella Fœnum græcum*) ; le mucilage (*d*) ne laisse ici, dans chaque cellule, qu'une fissure axile, sans contenu.

imprégné de substances grasses, mais dépourvu d'amidon.

Les membranes des albumens cornés offrant des degrés d'épaississement très variables, et le contenu oléagineux étant plus ou moins abondant, il y a tous les passages (Ombellifères, Lin) entre les albumens cornés typiques et les albumens charnus à membranes minces. Ajoutons que la membrane primaire (fig. 1215, *a*) reste, tantôt cellulosique, et tantôt se gélifie tardivement (Caroubier). Dans ce dernier cas, l'albumen entier peut consister en mucilage (fig. 1216).

Parmi les plantes à albumen corné *cellulosique*, on remarque le Caféier, la Vigne, divers Palmiers (Dattier, Phytéléphas) ; parmi celles à albumen *mucilagineux*, le Mélilot, la Trigonelle ou Fenugrec (fig. 1216), le Tétragonolobe (fig. 1245), le Caroubier (fig. 1215). En présence de l'eau, le mucilage (p. 134) de ces dernières graines se gonfle fortement et prend

une consistance gélatineuse ; si la graine est entière, le tégument ne tarde pas à éclater (Trigonelle,...).

L'albumen du Caroubier (*Ceratonia siliqua*) renferme, entre autres réserves, deux hydrates de carbone, le galactane et la mannane, qui, par hydratation, se transforment respectivement en galactose et mannose.

4° Les albumens *oléagineux et amylacés*, peu nombreux (Coulacées, Harmandiacées).

Réserves comparées des cotylédons et de l'albumen. — 1° On voit que, tantôt les réserves de l'albumen sont les mêmes que celles de l'embryon qu'il accompagne (Ricin, Amandier, Fusain), et que tantôt elles diffèrent (cas général).

Ainsi, l'albumen du Dattier et des Ombellifères est corné, tandis que les cotylédons sont charnus ; dans l'Arum ou Gouet (*Arum italicum*), la réserve cotylédonaire est aleurique, et celle de l'albumen, amylacée ; dans la Trigonelle, elle est aleurique dans les cotylédons et mucilagineuse dans l'albumen ; dans la Saponaire, un albumen farineux est annexé à un embryon à réserve aleurique et oléagineuse.

2° Dans la feuille des Légumineuses, les réserves varient tellement avec les genres qu'il ne faudrait pas distinguer, sous ce rapport, moins de huit sections, comme le montrent les données précédentes, relatives au Haricot, au Lupin blanc et au Lupin polyphylle, à la Trigonelle, à l'Indigotier, au Tamarinier, etc., autant de types de Légumineuses, distincts par leurs réserves séminales.

Eau des graines mûres. — Pendant la période de maturation, la graine, précédemment très riche en eau, se dessèche graduellement, et certains principes que le suc renfermait jusqu'alors en dissolution, par exemple le galactane (Haricot, Lupin), peuvent se concréter, faute d'une proportion d'eau suffisante, ce qui rend plus difficile l'étude des réserves figurées de la graine mûre.

La proportion d'eau que renferment les graines arrivées à maturité varie avec les espèces, et, dans une espèce donnée, avec le degré de maturité : elle oscille entre 10 et 15 p. 100 du poids de la graine, soit une moyenne de 12.5 p. 100. De là leur consistance ferme, à moins qu'elles ne soient oléagineuses (Ricin) ; dans ce dernier cas (Érable, Prunier), elles conservent une proportion d'eau un peu plus grande que les graines amylacées (Haricot).

Pour le Blé, la proportion d'eau est d'environ 14 p. 100, et elle se réduit à 4 p. 100, au bout de dix semaines de séjour dans un dessiccateur, en présence de la chaux, à la température ordinaire.

Lorsque la dessiccation de la graine est prolongée au point qu'on ne constate plus de diminution de poids sensible, la faculté germinative est abolie. Ce n'est plus alors seulement l'eau d'imbibition de la graine qui disparaît (p. 477), mais bien l'eau de constitution de la substance vivante, dont le départ entraîne une décomposition de la molécule protoplasmique, conséquemment la mort.

Réviviscence des graines et plantules desséchées. — Remarquons dès maintenant que les jeunes plantules, issues de la germination des graines, peuvent subir, comme les graines en voie de maturation, une dessiccation limitée, sans perdre leur aptitude à reprendre leur développement en présence de l'eau.

Ainsi, des grains de Blé et d'autres Céréales, après plusieurs jours de germination à la température de 20 degrés, gardent presque tous leur pouvoir germinatif, lorsqu'on les dessèche pendant deux jours seulement à l'étuve à 35 degrés. Il en est de même pour des plantules de Fève et d'autres Légumineuses, desséchées à 35 degrés pendant un jour, après huit et jusqu'à quinze jours de germination à 14 degrés. Une dessiccation plus prolongée entraîne la mort.

Cette réviviscence est plus nette encore dans certaines plantes adultes, telles que l'Anastatice ou Rose de Jéricho (p. 747).

4. — Vie de la graine mûre. — La dessiccation, qui caractérise la période de maturation de la graine, est corrélative d'un ralentissement de l'activité de ses éléments vivants, comme en témoigne notamment la dépression de plus en plus marquée de l'échange gazeux respiratoire. La graine entre alors dans une phase de vie sommeillante ou *vie latente*, pendant laquelle la respiration, symbole de la vie, sans être entièrement suspendue, devient pourtant presque impossible à caractériser.

Respiration de la graine. — Tant que la graine est imbibée d'eau et active, c'est-à-dire aussi bien avant la maturité que pendant la germination, l'absorption d'oxygène et le dégagement corrélatif d'anhydride carbonique sont des plus faciles à mettre en évidence (p. 612).

Au contraire, un lot de graines mûres et sèches, introduit dans une masse limitée d'air, également sec, ne modifie pas sensiblement la composition de ce dernier en quelques jours. Ce n'est qu'au bout de plusieurs mois, pour des graines entièrement arrivées à maturité, que l'absorption d'oxygène et le dégagement d'anhydride carbonique peuvent être constatés par l'analyse de l'air, au moyen d'un appareil du genre de celui de la figure 717.

Dans une atmosphère d'hydrogène ou d'anhydride carbonique secs, gaz inertes, les graines perdent bientôt leur pouvoir germinatif, alors que d'autres graines de la même espèce et du même lot, restées pendant le même temps à l'air sec, germent normalement. C'est donc que la respiration des graines mûres n'est pas entièrement suspendue.

A la longue, l'oxygène absorbé par la graine à l'air libre peut exercer, par voie purement chimique, une action décomposante sur certains principes de réserve, notamment sur les corps gras, et donner lieu à des principes nuisibles au protoplasme (acides gras....), qui tôt ou tard suppriment la faculté germinative. De là la pratique de l'*ensilage* ou enfouissement des graines (Blé, Légumineuses) dans des poches souterraines, où elles séjournent à la fois à l'abri de l'air libre et de l'humidité.

Dans l'état de vie latente, les graines sont préservées des atteintes des Bactéries putréfiantes, des Moisissures, etc., dont les germes existent toujours dans l'air environnant ou sur leur tégument, tandis qu'il suffit de les abandonner dans l'eau froide pendant quelques jours pour y voir pulluler, si la germination ne survient, des microorganismes décomposants, qui ne tardent pas à tuer l'embryon.

Résistance des graines au froid et à la chaleur. — Les graines mûres et sèches résistent à une température beaucoup plus élevée que les mêmes graines imbibées d'eau.

Ainsi, celles de diverses Graminées (Blé, Seigle, Maïs) peuvent être portées à 100 degrés, à l'étuve sèche, pendant environ un quart d'heure sans périr, tandis que, imbibées d'eau, elles meurent déjà presque toutes au bout du même temps à 60 degrés.

En ce qui concerne les basses températures, il est reconnu que les graines pauvres en eau (graines amylacées) peuvent résister aux froids les plus intenses que l'on sache produire. Les graines du Haricot et du Pois, par exemple, supportent sans périr pendant quatre jours une température inférieure à — 100 degrés; des grains de Blé, d'Avoine, de Fenouil, etc., ont conservé leur pouvoir germinatif, après avoir subi, pendant plusieurs mois, un froid de — 42 degrés, agissant par intermittence, de huit à vingt heures par jour.

Dans ces dernières conditions d'expérience, des graines de Sensitive ont résisté en beaucoup moins grand nombre et celles de Lobélie ont presque toutes péri, ce qui tient sans doute à leur teneur plus grande en eau ; car, ici encore, comme pour la chaleur, à température égale, le froid humide est beaucoup plus actif que le froid sec.

§ 3. — GERMINATION DE LA GRAINE

La germination de la graine est le passage de l'embryon de l'état de vie latente à l'état de vie active ou manifestée.

Elle a pour but d'accroître l'embryon et de le différencier en une plantule végétative complète, capable de vivre ensuite par elle-même, comme une plante adulte.

Examinons successivement :

1° Les *conditions de la germination* ;

2° Les *phases du développement* de la plantule.

I. — Conditions de la germination. — La mise en jeu de la faculté germinative exige l'accomplissement de diverses conditions, relevant, les unes de la graine elle-même (*conditions intrinsèques*), les autres du milieu ambiant (*conditions extrinsèques*). Ces conditions ne sont autres que celles nécessaires, d'une manière générale, à la manifestation de la vie du protoplasme (p. 44).

Les *conditions extrinsèques* ou d'*ambiance* comprennent, d'une part, la *radiation*, d'autre part, la *portion d'aliment* que la graine ne renferme pas en réserve dans ses cotylédons ou dans son albumen.

Les *conditions intrinsèques* ou de *conformation* se résument dans la présence, à l'intérieur de la graine, d'une provision suffisante de réserves, spécialement de *réserves organiques*, dans un *état convenable de maturité*.

1° Conditions intrinsèques. — 1° *Présence de réserves organiques.* — Pour que la germination puisse s'effectuer, il faut de toute nécessité que la graine renferme une provision suffisante de réserves carbonées, c'est-à-dire organiques, les unes albuminoïdes, les autres ternaires, issues de l'action chlorophyllienne de la plante mère ; sans ces réserves, l'embryon ne saurait achever la différenciation de ses membres.

Remarquons, en effet, que l'embryon qui commence à germer se trouve, pour quelque temps encore, faute de chlorophylle, ou faute d'une quantité suffisante de chlorophylle, dans l'impossibilité d'assimiler l'aliment carboné purement minéral de la plante adulte, savoir, l'anhydride carbonique.

D'autre part, les matières organiques que le sol naturel pourrait fournir à la jeune racine de l'embryon seraient tout à fait insuffisantes à assurer le développement de la plantule.

A supposer que l'embryon soit déjà pourvu de matière verte avant la germination, comme dans le Pin pignon (fig. 1217), le tégument, ainsi que l'albumen ou l'endosperme, s'ils existent, interdisent à la radiation l'accès de l'embryon, tant qu'ils recouvrent ce dernier et par suite s'opposent pendant un certain temps à une assimilation tant soit peu marquée d'anhydride carbonique.

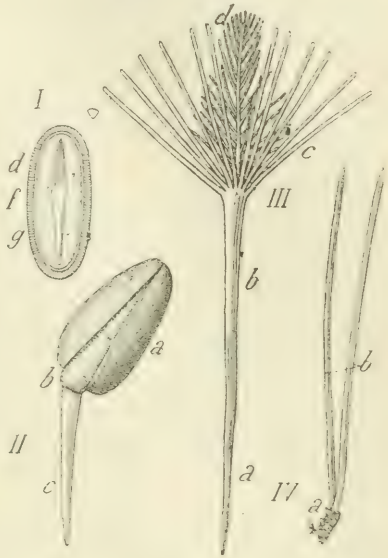


Fig. 1217. — Pin pignon. — I, coupe de la graine (tégument à deux couches, endosperme, embryon axile, avec *g*, radicule; *f*, tigelle; *d*, cotylédons au nombre de 14). — II, début de la germination; *a*, tégument externe lignifié, fendu en deux; *b*, tégument interne, couvrant l'endosperme; *c*, racine. — III, plantule indépendante; *a*, racine; *b*, hypocotyle; *c*, cercle de cotylédons (section triangulaire); *d*, épicotyle avec feuilles isolées, courtes. — IV, *a*, court rameau écailleux; *b*, feuilles géminées définitives.

Au contraire, les réserves organiques, incluses dans les cotylédons normalement conformés, ou annexées à eux sous forme d'albumen, constituent une provision alimentaire largement suffisante à faire de l'embryon une plantule verte, capable de végétation ultérieure indépendante. Il n'est même pas rare qu'il subsiste encore une partie des réserves, alors que déjà la plantule est affranchie (Chêne, Marronnier, Pois) : dans ces trois genres, l'excès des principes nutritifs (amidon,... est soumis plus tard à la putréfaction, comme les cotylédons eux-mêmes.

Essai des graines par l'eau. — Il arrive fréquemment que, dans un lot de graines, un certain nombre d'entre elles, bien que de taille normale, ne renferment qu'un rudiment d'amande : ces graines imparfaites ne peuvent donner, si toutefois elles arrivent à germer, qu'une plantule chétive et éphémère, et par suite doivent être rejetées.

S'il s'agit de graines amylacées (Légumineuses, Céréales), c'est-à-dire de graines normalement plus denses que l'eau, il suffit, pour les trier, de les délayer dans l'eau, en empêchant par l'agitation la permanence de bulles d'air à leur surface : les bonnes graines, plus denses que l'eau, restent au fond ; les autres, plus ou moins creuses, surnagent.

Cet essai par l'eau ne saurait être pratiqué pour des graines riches en huile (Ricin, Pin), ou encore pourvues d'un tissu périphérique aérifère (Citrouille ; car elles surnagent toujours, étant normalement moins denses que l'eau.

2° *Maturité interne.* — La graine étant convenablement pourvue de réserves, il ne suffit pas qu'elle soit tombée du fruit mûr, si ce dernier est déhiscent, ou qu'elle ait été extraite du péricarpe, si le fruit est indéhiscent, pour qu'elle soit par là même douée de faculté germinative.

Il est nécessaire en effet de tenir compte ici de l'état de maturité du contenu cellulaire, ce que l'on nomme la *maturité interne de la graine*, par opposition à la *maturité externe* ou apparente, qui est définie simplement par la taille.

Or, la maturité interne et externe des graines sont loin de coïncider toujours.

Souvent la maturité interne précède l'autre, c'est-à-dire que la graine est douée de sa faculté germinative, bien avant d'avoir atteint la taille de maturité. Dans le Haricot et le Pois, les graines peuvent se développer en plantules, quand elles n'ont encore que la moitié ou les deux tiers de leur dimension définitive : elles commencent même fréquemment à germer dans l'intérieur de la gousse. De même, les grains de Blé non mûrs, dont l'albumen est encore pâteux, donnent en germant des plants nouveaux, tout comme le grain mûr.

Ailleurs, au contraire, la graine exige un certain temps, après la maturité du fruit, pour acquérir son pouvoir germinatif ; elle est alors le siège de transformations intérieures très lentes, qui ne se traduisent par aucun changement appréciable de structure et, par suite, échappent entièrement à l'observation. C'est le cas pour diverses graines d'arbres : celles du Pêcher ne germent d'ordinaire qu'un ou deux ans après la maturité du fruit.

L'impossibilité où se trouvent ces graines de germer dès après la maturité du fruit tient probablement à ce que les substances protéiques, d'où naissent par dédoublement, aux

filaments perforent çà et là la cuticule par le moyen de courtes ramifications, dilatées en suçoirs nourriciers intraépidermiques (fig. 765, *f*). Çà et là, un filament se développe dans l'air et détache par une cloison une cellule *c*, qui deviendra une spore accessoire ou *conidie a* ; une autre *b* se constitue pareillement au-dessous de la précédente, etc. Il se forme de la sorte des *chaînettes de conidies*, qui, transportées par le vent, propagent la maladie dans les vignobles. Le raisin atteint d'oïdium, se couvre ainsi de taches farineuses grises, à odeur de moisi caractéristique, se durcit fortement, et, encore vert, ne tarde pas éclater.

La formation des fruits ou *périthèces* de l'Uncinule, qui renferment les spores proprement dites ou *ascospores* (voy. *Ascomycètes*), exige un été très chaud ; elle ne se produit qu'exceptionnellement en France, tandis qu'elle est commune en Amérique.

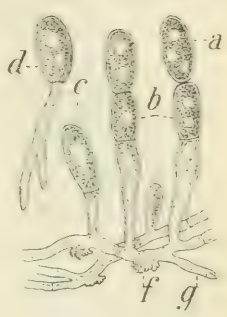


Fig. 765. — Uncinule spiral ou Erysiphe de Tucker, cause de l'*oïdium*. — *g*, thalle superficiel ; *f*, suçoir intraépidermique, courtement ramifié ; *c*, tube dressé sporifère ; *b*, spores jeunes ; *a*, spore mûre ; *d*, spore en voie de germination (Frank).

Traitement. — On combat l'*oïdium* par le *soufrage* des Vignes. Cette opération, qui consiste à saupoudrer la plante de fleur de soufre, se pratique au moyen d'un soufflet, une première fois au printemps, une seconde fois après la floraison, et une troisième, lorsque commence la maturation du fruit. Dans ces conditions, il ne reste plus de soufre sur le raisin au moment des vendanges, condition essentielle, car de l'hydrogène sulfuré prendrait naissance dans le vin.

L'anhydride sulfureux, qui résulte de l'oxydation du soufre à l'air, tue à la fois le thalle et les spores ; sur le sol, le soufre tombé se transforme lentement en sulfates, qu'absorbent ensuite les racines.

2° *Erysiphe.* — Des Uncinules se rapprochent les *Erysiphes*, qui produisent sur les feuilles de divers arbres (Pêcher, Coudrier, Frêne) des taches blanchâtres de filaments mycéliens enchevêtrés, avec chaînettes de conidies, nées comme il vient d'être dit. Ce sont là d'autres formes de la maladie du *blanc*.

3° *Exoasque.* — Les Exoasques, autres Ascomycètes, vivent, comme les Erysiphes, en parasites sur les feuilles. Ils se localisent parfois entre la cuticule et le corps des cellules épidermiques (E. de l'Aulne, E. déformant, fig. 766), ou bien pénètrent plus profondément encore dans la plante nourri-

cière. Les asques, au lieu d'être groupés en périthèces, naissent ici isolément à la surface ; ils renferment 8 spores (II, *g*).

L'Exoasque déformant produit la maladie de la *cloque*, caractérisée par des boursouflures des feuilles (Pêcher...).

2. — Parasites intercellulaires. — Ce second groupe renferme le plus grand nombre des Champignons parasites.

On y remarque : l'Agaric de miel (*Armillaria mellea*) (fig. 769) et le Dématophore, qui causent le *pourridié* des

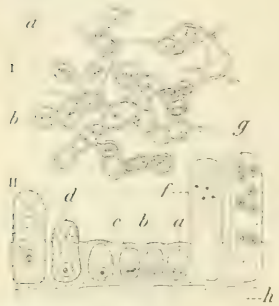


Fig. 766.

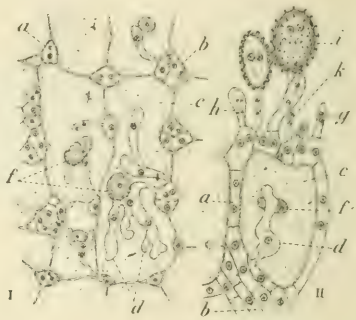


Fig. 767.

Fig. 766. — Exoasque du Pêcher (*Exoascus deformans*). — I, *a*, contour des cellules épidermiques de la feuille, vues de face ; *b*, thalle intracuticulaire du parasite, formé d'articles à 2-4 noyaux. — II, coupe transversale ; *b*, cuticule ; *c*, cellules à noyau en voie de division ; *a*, id., à deux noyaux ; *d*, début de l'asque ; *f*, division du noyau en 8 ; *g*, asque mûr à 8 spores ; *h*, cavité des cellules épidermiques (Dangeard).

Fig. 767. — Puccinie du Gramen, sur Avoine. — I, *a*, filament intercellulaire du thalle (articles à 2 noyaux) ; *b*, groupe de filaments, associés en pseudo-parenchyme, et d'où part un suçoir ; *c*, parenchyme de l'Avoine ; *d*, suçoir rameux ; *f*, noyaux dont un enveloppé. — II, coupe dans une tache de rouille ou sore ; *a-f*, comme précédemment ; *g*, cellule-mère d'une spore, à 2 noyaux ; *h*, division des noyaux en 4 ; *k*, pédicelle de la spore avec 2 noyaux ; *i*, spore avec les deux autres (gr. : 300) (Sapin-Trouffy).

racines des arbres forestiers, de la Vigne, etc.; le Péronospore (*Peronospora viticola*) (fig. 783), cause du *mildew* de la Vigne; le Phytophthore (*Phytophthora infestans*), qui attaque la Pomme de terre; les Puccinies (*Puccinia graminis*...), qui produisent la *rouille* des Graminées.

Les filaments du thalle, libres ou associés en cordons plus ou moins épais, cheminent dans les espaces intercellulaires, ou bien s'insinuent dans la lame moyenne des membranes, dont ils dissocient les principes pectiques (fig. 767, *a*, *b*) ; c'est alors par osmose au travers de la double membrane des

cellules de l'hôte et du parasite, que s'opère la nutrition de ce dernier.

Tantôt les filaments envahissent entièrement le corps de l'hôte, tantôt ils se cantonnent dans certains organes.

Suçoirs. — Le plus souvent, les parasites intercellulaires développent en outre çà et là des suçoirs (fig. 767, *d*), qui pénètrent dans la cavité même des cellules hospitalières, par *voie* tantôt *mécanique*, tantôt *chimique*, selon le degré de résistance des membranes.

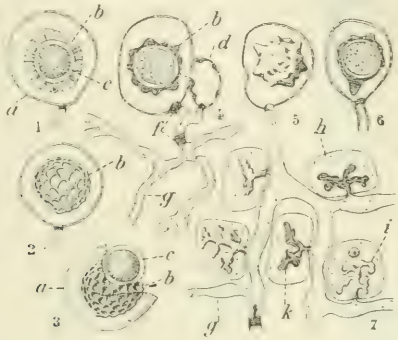


Fig. 768. — Suçoirs et œufs des Péronosporées. — *1*, œuf du P. de la Vesce ; *a*, paroi de l'oogone ; *b*, membrane cutinisée de l'œuf ; *c*, membrane cellulosique (en coupe optique). — *2*, le même, montrant le réseau d'épaississement de la membrane cutinisée (*b*). — *3*, œuf écrasé ; la membrane cutinisée s'est séparée de l'autre (gr. : 200). — *4*. Plasmopara de la Fumeterre (*P. affinis*) ; *b*, œuf formé ; *d*, anthéridie vide ; *f*, amas de callose ; *g*, thalle. — *5*, œuf mûr, mamelonné. — *6*, le même, en coupe optique (gr. : 200). — 7. Péronospore de l'Hellébore (*P. pulveracea*) ; *g*, thalle dans le parenchyme lacuneux (*h*), avec bouchons calleux ; *i*, suçoir entier à double paroi ; *k*, suçoir en coupe, montrant la gaine formée par *h* (gr. : 120) (Mangin).

Au niveau des ponctuations vasculaires, par exemple, qui sont les points faibles des vaisseaux (fig. 364, *g*), la simple pression d'un filament mycélien en voie de croissance peut entraîner une perforation et donner libre cours au développement intracellulaire du thalle ; c'est le cas pour les vaisseaux, les fibres et les cellules scléreuses de l'Eucalypte, qui en effet sont occupés par les filaments d'un Ustilago. La pénétration est alors purement *mécanique*.

Ailleurs, au contraire, la membrane de la cellule hospitalière est localement dissoute et finalement perforée par une excrétion diastasique, la *cellulase*. Les suçoirs qui se constituent alors aux points correspondants sont d'ordinaire renflés, et parfois séparés du reste du thalle par une cloison

basilaire : ils prennent largement le contact du corps protoplasmique de l'hôte. Dans les Puccinies, cause de la rouille du Blé, chaque suçoir n'a généralement qu'un seul noyau : tandis que les gros suçoirs rameux des Péronospores (*P. parasitica*), qui occupent entièrement les éléments envahis, peuvent en offrir un grand nombre (fig. 783, I).

Il arrive que l'attaque chimique, opérée par le parasite, se réduise à la dissolution des principes les moins résistants de la membrane, comme les principes pectiques, qui prédominent, comme l'on sait, dans la lame moyenne, tandis que la lame interne cellulosique reste intacte. Sous la pression du parasite, cette dernière s'étend alors, par voie de croissance, de façon à toujours recouvrir le tube mycélien, comme d'un doigt de gant, et sans jamais s'ouvrir (fig. 768, *k*). Le suçoir, intracellulaire en apparence, reste alors en réalité séparé du contenu de la cellule hospitalière par ce développement de la membrane.

Fig. 769. — Agaric de miel. — *a*, rhizomorphes au sortir d'une racine de Pin envahie ; *b*, rhizomorphes noirs terrestres ; *c*, jeunes appareils sporifères ; *g*, chapeau adulte ; *d*, pied ; *f*, anneau (Réduit).

1° Pourridié. — Cette maladie des organes souterrains de la Vigne, ainsi que des arbres fruitiers et forestiers, occasionnée d'ailleurs par des Champignons très divers, est caractérisée par une entière décomposition de la racine : celle-ci devient noire et comme spongieuse. Quinze mois suffisent parfois au parasite pour détruire un cep de Vigne : mais d'ordinaire l'hôte résiste au mal pendant plusieurs années : la plante se laisse alors arracher au moindre effort.

Considérons : l'Agaric de miel (*Armillaria mellea*), qui s'attaque surtout aux arbres forestiers (Pin, Sapin, Châtaignier), quelquefois aussi à la Vigne, à proximité des forêts infestées, rarement aux arbres fruitiers ; puis le Dématophore (*Dematophora necatrix*), cause ordinaire du pourridié de la Vigne et des arbres fruitiers. Le premier de ces Champignons appartient aux Basidiomycètes, le second aux Ascomycètes, comme le montrent leurs fructifications.

1° Agaric de miel. — Le thalle de ce parasite (fig. 769) est en partie extérieur à la racine de l'arbre attaqué et en partie intracortical. Dans ces deux situations, son aspect et ses propriétés sont bien différents.

La partie extérieure consiste en cordons noirs et brillants (*a*), visibles à l'œil nu, qui serpentent à la surface de la racine et de là s'étendent en tous sens dans le sol environnant (*b*) pour gagner les arbres voisins.

Ces cordons résultent simplement de l'agglomération des filaments grêles du thalle : les filaments les plus extérieurs, serrés en pseudoparenchyme, brunissent et se mortifient pour protéger les filaments intérieurs plus lâches et vivants. En raison de la ressemblance de ces cordons avec des racines, on les qualifie de *rhizomorphes*.

La partie intracorticale offre l'aspect de cordons blancs aplatis, anastomosés en réseau. Ces *rhizomorphes intracorticaux* se développent principalement au niveau de l'assise génératrice libéroligneuse, à la surface même du bois de la racine, où ils apparaissent sous forme de plaques réticulées blanches, lorsqu'on vient à détacher l'écorce ; on les trouve aussi à la surface des étais, dans les mines qui passent au voisinage d'arbres infectés. Çà et là, ils projettent vers le dehors des rameaux corticaux ou terrestres, tandis que d'autres gagnent l'intérieur de l'arbre par les rayons médullaires.

Le thalle intracortical est remarquable à l'obscurité par sa belle *phosphorescence*, qui manque entièrement aux rhizomorphes extérieurs : c'est ce thalle intérieur qui donne lieu au *bois luisant* des forêts.

Les ravages de ce redoutable parasite sont surtout étendus dans les forêts humides, tant en Europe qu'en Amérique ; sous son action, la racine noircit et se décompose à la longue, tandis que le tronc et les branches se dessèchent.

En automne se constituent sur les rhizomorphes, ou sur l'écorce même de la racine, les fructifications du parasite, savoir, des chapeaux sporifères pédicellés (fig. 769, *g*), portant les spores sur les cellules spéciales, dites basides, qui couvrent les feuillets rayonnants de leur face inférieure ; le Champignon est bien, on le voit, de l'ordre des Basidiomycètes.

Culture. — Parasite dans l'état de nature, l'Agaric de miel est pourtant susceptible de saprophytisme.

Pour le *cultiver*, il suffit de semer des spores dans une décoction de pruneaux. Dans ce milieu, le thalle se constitue, ainsi que, par association de ses filaments, des rhizomorphes, les uns submergés et blancs, comme le thalle intracortical des racines, mais dénués de phosphorescence, les autres, portés peu à peu hors du liquide de culture, dans l'air humide, où ils se couvrent de filaments délicats, seuls doués de luminosité. Ces rhizomorphes aériens brunissent à la longue, comme leurs analogues terrestres.

2° Dématophore de la Vigne. — Le thalle du Dématophore (fig. 770, I) offre aussi les deux états rhizomorphiques, qui viennent d'être décrits pour l'Agaric de miel, avec lequel du reste il a été longtemps confondu, faute de connaissance des fructifications typiques. Ces dernières, les *périthèces* (V, *a*), ne se forment pas, tant que la plante hospitalière résiste à la maladie, mais seulement quelques mois après la mort du cep ou de l'arbre, sur les racines ou les tiges en voie de dessiccation.

Le Dématophore peut vivre, du reste, en saprophyte dans la terre de

Bruyère, le terreau, le fumier, tout aussi bien qu'en parasite sur la Vigne et les arbres fruitiers. Il nuit beaucoup aux vignobles du Midi.

A l'état jeune, le thalle, issu par exemple d'une spore déposée sur un cep intact, forme à la surface de la racine des traînées blanches floconneuses (II, *b*), qui l'enveloppent plus ou moins complètement ; de là, les filaments gagnent la zone génératrice libéroligneuse, où ils s'orga-

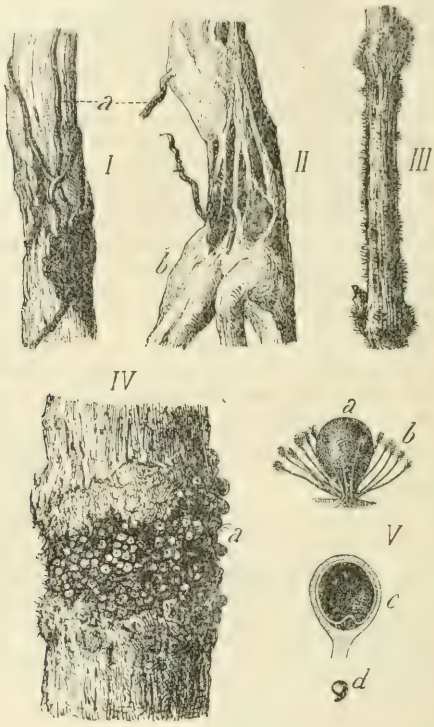


Fig. 770 à 774. — Pourridié de la Vigne. — I, racine pourridiée, montrant des rhizomorphes noirs (*a*) du Dématophore (*D. necatrix*). — II, tige et racines avec thalle blanc (*b*) du parasite et rhizomorphes formés (*a*) ou en voie de formation (en blanc). — III, tige couverte de hampes conidifères d'une Vigne pourridiée. — IV, tige de Cerisier avec périthèces du *D. necatrix* et hampes conidifères (réduit d'un tiers). — V, *a*, périthèce isolé ; *c*, coupe longitudinale ; *b*, conidiophores (gr. : 6) ; *d*, périthèce, en grandeur naturelle (Viala).

nisent en nappes ; enfin ils s'irradient en tous sens, isolément, dans le bois. Plus tard, le thalle extérieur s'organise en rhizomorphes bruns (*a*) ; mais ceux-ci ne s'éloignent guère de la surface. Lorsque la Vigne ainsi envahie n'est que d'un an, elle dépérit presque toujours au cours de la seconde année ; si elle est plus âgée, elle résiste deux ou trois ans.

Fructifications. — Les fructifications principales du Dématophore de la Vigne sont de deux sortes.

1° D'une part, des hampes noires, d'environ un millimètre de hauteur

III et V, *b*), terminées par une petite houppe de filaments qui portent des groupes de spores accessoires ou *conidies* à leur terminaison (fig. 775). Ces *appareils conidiens* ne naissent que bien après la mort de la plante, soit à fleur de terre, sur les souches en décomposition encore en place, soit sur celles abandonnées sur le sol ; aussi peuvent-elles facilement, grâce au vent, propager la maladie au loin.

2° D'autre part, des *périthèces* (fig. 770, V, *a*), fructifications typiques du

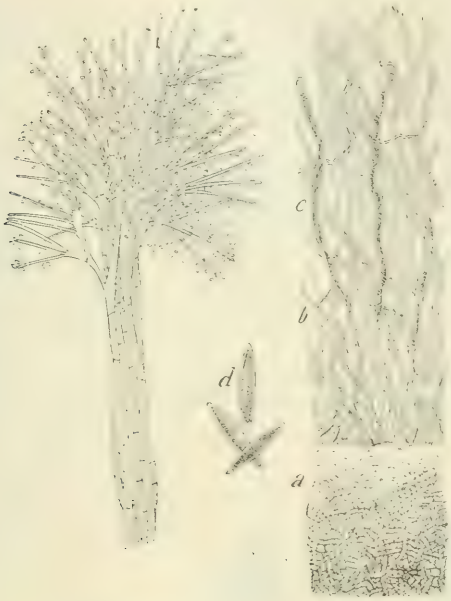


Fig. 775. Fig. 776.

Fig. 775. — Appareil conidien (hampe conidifère) du *Dematophora necatrix* : la hampe est formée de nombreux filaments contigus, qui se séparent et se ramifient plus haut, puis se couvrent de conidies (gr. : 200).

Fig. 776. — Partie de la coupe d'un périthèce (gr. : 200). — *a*, pseudoparenchyme lâche de la paroi ; *b*, paraphyses, entremêlées d'asques octosporés (*c*), formant le contenu ; *d*, spores (gr. : 300) (Viala).

Champignon, qui permettent de définir ses affinités botaniques, apparaissent, mais seulement sur des plants depuis longtemps décomposés, alors que la production des conidies est épuisée.

Ce sont de petites sphères brunes d'environ 2 millimètres de diamètre, à l'intérieur desquelles se différencient des *asques* à huit spores (*ascospores* ou *spores proprement dites*) en forme de navette (fig. 776, *c*, *d*). Le Dématophore est donc un Ascomycète ; ses caractères lui assignent, dans cet ordre, une place voisine des Tubéracées (Truffe...).

Traitement. — Le seul traitement pratique à opposer à la propagation du pourridié est le *drainage* des terres trop humides, ou l'isolement des

pieds contaminés, par un fossé suffisamment profond, mieux encore par leur incinération.

Quant aux agents chimiques, comme le soufre, le sulfate de cuivre ou de fer, ils ne détruisent le thalle floconneux blanc qu'à des doses où ils nuisent aussi aux radicelles de la Vigne ; le sulfure de carbone, à la dose de 30 grammes par mètre carré, tue bien le mycélium ou thalle extérieur, mais n'atteint pas le thalle intracortical, et un traitement répété risque d'endommager les racines.

Le sulfocarbonate de potassium, qui tue les Moisissures, à la dose d'un centième à un millième, stimule au contraire l'activité du Dématophore.

Un autre pourridié de la Vigne, dû au *Rœsleria hypogea*, a été observé en Champagne et dans le Midi.

2° **Môle du Champignon de couche.** — Les champignonnières souterraines, si nombreuses aux environs de Paris, sont fréquemment envahies par un parasite, qui s'attaque à la fructification, c'est-à-dire au chapeau sporifère, du Champignon de couche (*Psalliota campestris*, Basidiomycète), et qui produit la maladie dite de la *môle*, cause de pertes importantes.

Quand les fruits atteints sont encore jeunes, le parasite entrave leur développement et les laisse souvent à l'état de corps arrondis ou ovales

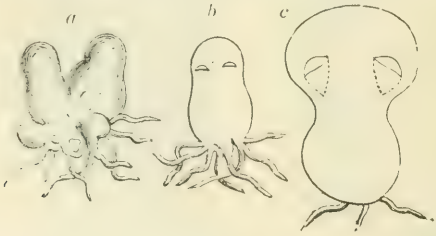


Fig. 777. — Premiers états de l'appareil sporifère du Champignon de couche : en bas, le thalle. — *a*, *b*, formes que gardent les Champignons malades ; en *b* et *c* (coupe), on voit le début des lames sporifères.

(fig. 777, *a*, *b*), de consistance ferme, sans pied ni chapeau, qui rappellent un peu les Lycoperdons. Les filaments de la *môle* cheminent dans les interstices du pseudoparenchyme du Psalliote et viennent hérisser plus tard le chapeau de leurs prolongements. Ceux-ci portent irrégulièrement des verticilles de rameaux, terminés par des spores : d'où le nom de *Verticillium*, donné au parasite.

Lorsque le Champignon infesté arrive à épanouir son chapeau, on remarque que ce dernier est ordinairement excentrique, que ses feuillets sont ondulés, et que le pied reste court et marqué de noir auprès des feuillets.

Traitement. — Les spores, qui sont de deux sortes principales (spores simples fusiformes et chlamydospores plus grosses et bicellulaires) sont

tuées par une solution de *lysol* à 2 p. 100, au bout de trois heures environ. Ce réactif n'ayant pas d'effet nuisible sur le Champignon de couche lui-même, on peut en arroser les carrières infectées, pour enrayer la propagation de la môle. La solution de *thymol* à 2,5 pour 1000, de sul-

A Fig. 779. B

Fig. 778. Fig. 780. Fig. 781.

Fig. 778. — Panicule d'Avoine charbonnée, envahie par l'Ustilage des moissons (*Ustilago segetum*).

Fig. 779. — A, feuille de Violette, portant à sa face inférieur des œcides rouges (spores) d'une Puccinie. — B, feuille de Mercuriale, également atteinte de *rouille* (gr. nat.).

Fig. 780. — Tillétie du Blé (*Tilletia caries*) : grain de Blé carié.

Fig. 781. — *a*, filaments de l'Ustilage des moissons (*Ustilago Segetum*), serrés en pseudoparenchyme dans le grain, et formant dans leur intérieur des chapelets de spores noires (*charbon*) ; *b*, l'un de ces filaments sporifères isolés.

fate de cuivre à 2 p. 100, ou d'acide borique à saturation, n'exercent leur effet destructeur qu'après au moins 24 heures.

3° Rouille, carie, charbon et ergot des Graminées. — Ces quatre maladies, qui sévissent sur diverses Céréales, sont

dues, la première à la Puccinie du gramen (Urédinée), la seconde à la Tillétie carie (Ustilaginée), la troisième à l'Ustilage des moissons (Ustilaginée), la quatrième enfin au Clavicèpe pourpre (Ascomycète).

Les filaments du thalle (fig. 767), cloisonnés transversalement, se répandent dans les espaces intercellulaires de leurs hôtes, en enlaçant étroitement les cellules nourricières ; ceux de la Puccinie ne forment qu'exceptionnellement des suçoirs intracellulaires.

Fig. 782. — Base d'un épi de Seigle, avec deux ergots ; celui de droite est encore coiffé de la partie caduque blanchâtre du pseudoparenchyme (voy. *Ascomycètes* (gr. nat.).

Ces Champignons sont intéressants, comme on le verra plus loin, par leurs fructifications (voy. *Champignons*).

1° *Rouille.* — Les fructifications du genre Puccinie constituent ces taches d'un jaune rougeâtre, qui maculent les feuilles du Blé et de diverses autres plantes en été (fig. 779); d'où le nom de *rouille*, donné à la maladie. Elles consistent simplement en amas de spores pédicellées (fig. 767, II, *i*), devenues superficielles, par suite de la rupture de l'épiderme au niveau des agglomérations des filaments du thalle, qui leur ont donné naissance.

2° *Carie; charbon.* — La *carie* et le *charbon* résultent de la substitution du contenu du futur grain de Blé (*carie*, fig. 780), ou du grain tout entier (*charbon*, fig. 778), par une masse noire pulvérulente, chargée de spores (fig. 781), que le vent propage ensuite tout à l'entour. Pendant cette substitution, il peut y avoir hypertrophie de l'organe infecté, par suite de l'irritation produite, au point que, dans le Maïs, le grain charbonné par l'Ustilage acquiert la taille d'un œuf et même au delà.

Les spores sont tuées par une solution de sulfate de cuivre à 0,5 p. 100, au bout de 14 heures; on peut, avant le semis, tremper dans cette solution les grains que l'on veut préserver de la maladie.

Le préjudice causé au Froment et aux autres Céréales par la carie et le charbon est d'autant plus grave que les parasites qui occasionnent ces maladies traversent toutes les phases de leur développement sur la même plante nourricière (parasites *monophytes*).

La Puccinie du Blé, au contraire, est *diphyte*. Au printemps, elle végète et fructifie sur la Berbéride ou Epine-vinette, et en été seulement ses spores passent sur le Blé ; en sorte que la proscription de l'Epine-vinette du voisinage des cultures enraye le développement de la rouille.

3° *Ergot.* — Quant à *l'ergot* du Blé, et surtout celui, plus fréquent, du Seigle (fig. 782), il représente un amas serré et durci de filaments du

parasite, qui s'est progressivement substitué à l'ovaire même de la fleur : l'ergot est, en un mot, un *sclérote*. Ingéré directement, ou, mêlé à la farine, sous forme de pain ergoté, il provoque à la longue la *gangrène* des membres, ainsi que des troubles convulsifs mortels.

On reviendra plus loin (voy. *Champignons*) sur la reproduction et le développement de ces Champignons parasites.

4° **Maladie de la Pomme de terre.** — Elle est due au Phytophthore infestant (Péronosporée). Le thalle de ce Champi-

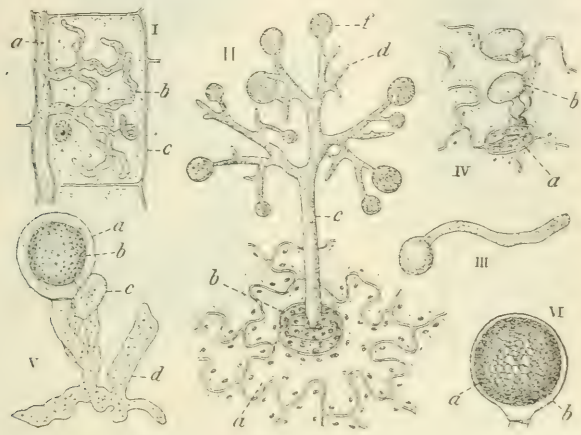


Fig. 783-788. — Péronospore (*Peronospora calotheca*). — I, *a*, filament intercellulaire du parasite ; *b*, suçoir intracellulaire rameux ; *c*, cellule hospitalière. — II, *a*, cellules épidermiques de face ; *b*, stomate ; *c*, arbuscule conidien ; *d*, stérigmates ; *f*, spores. — III, spore en voie de germination. — IV, *b*, spore en germination, pénétrant par l'ostiole du stomate *a*. — V, *a*, oogone ; *b*, oosphère ; *c*, anthéridie ; *d*, thalle. — VI, *a*, œuf (à l'intérieur de la plante, fig. 789, *o*), à surface réticulée ; *b*, paroi de l'oogone.

gnon, indéfiniment rameux, mais non cloisonné (fig. 783, *a*), offre çà et là des suçoirs intracellulaires, eux-mêmes ramifiés et parfois fort développés. Il forme des *spores* et des *œufs*.

Le parasite apparaît d'abord sous forme de taches brunes (arbuscules sporifères, fig. 791, *a*) le long de la tige et à la face inférieure des feuilles, qu'il épuise rapidement ; de là, il gagne les tubercules en voie de développement et provoque leur pourriture. Ses ravages sont surtout considérables pendant les étés humides, dans les terres insuffisamment drainées.

Les spores (fig. 793, *a*) germent en zoosporange (*b*), comme il va être dit pour les Péronospores.

5° **Mildew.** — Le parasite de cette maladie de la Vigne,

importée d'Amérique vers 1878 avec des plants, destinés à remplacer ceux détruits chez nous par le Phylloxéra, et si répandue aujourd'hui en Europe, est le Péronospore viticole *Peronospora viticola*, Champignon oomycète. Il forme sur

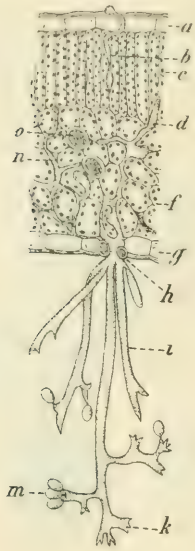


Fig. 789.

Fig. 790.

Fig. 789. — Coupe transversale du limbe de la feuille de Vigne, atteinte de *mildew*. — *a*, *g*, épiderme supérieur et inférieur ; *b*, filament du Péronospore, terminé en renflement respirateur à la surface ; *c*, parenchyme palissadique ; *d*, *n*, thalle du parasite ; *f*, parenchyme lacuneux ; *h*, stomate ; *i*, arbuscule conidien ; *k*, stérigmates, après la chute des spores ou conidies ; *m*, spores encore en place ; *o*, œufs, nés par fusion du contenu d'une anthéridie et d'une oosphère (voy. fig. 788, V) (Viala).

Fig. 790. — Groupe d'arbuscules conidifères ou *conidiophores* du Péronospore de la Vigne, sortis par un stomate (gr. : 120).

les feuilles un revêtement sporifère blanc peu épais, d'apparence givrée, et non floconneux, comme celui de l'oïdium.

Thalle et fructification. — Le thalle du Péronospore (fig. 783, I, *a*) végète dans la profondeur des tissus hospitaliers, entre les cellules, et, comme celui du Phytophthore, il émet de nombreux suçoirs intracellulaires (*b*), souvent plurinucléés. En automne, les feuilles de la Vigne, attaquées de la sorte, brunissent à leur face supérieure et se dessèchent graduellement, ce qui entrave la maturation du raisin.

A ce moment, les stomates de la face inférieure donnent passage à de petits *arbuscules blancs* (fig. 791, *a*), dont les nombreux rameaux produisent chacun une *spore* (fig. 789 et 790) à leur terminaison, et c'est l'ensemble de ces grappes sporifères qui forme le revêtement givré de

la feuille. Un coup de vent suffit à propager ces spores (*conidies*) dans le vignoble, et avec elles la maladie.

Le parasite forme, en outre, dans l'épaisseur même de la feuille (fig. 791, *b* et 789, *o*), des *œufs* (fig. 768, *4, b;* v. aussi *Péronosporées*), qui passent l'hiver sur le sol. Au printemps suivant, ils germent, en donnant naissance tout d'abord, comme d'ailleurs aussi les conidies (fig. 793), à un groupe de zoospores (*c*), qui ensuite, après une courte période de mouvement, se développent chacune en un thalle (*d*). Les feuilles mortes des plants atteints de la maladie doivent donc être détruites.

Traitement. — Les vignobles dans lesquels sévit le mildew peuvent être badigeonnés au printemps avec une dissolution de *sulfate de fer*,

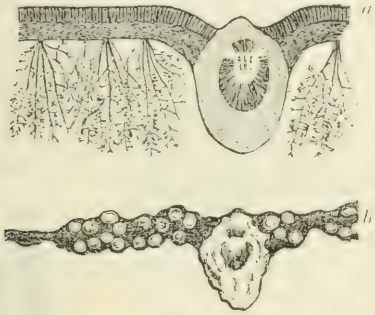


Fig. 791 et 792.

Fig. 793.

Fig. 791 et 792. — Péronospore de la Vigne. — *a*, coupe transversale sommaire de la feuille, avec nombreux arbuscules conidiens ; *b*, feuille desséchée, renfermant de nombreux œufs (gr. : 20).

Fig. 793. — *a*, pédicelle et conidie du Phytophthore infestant, avec papille terminale ; *b*, id., germant en zoosporange (gr. : 400) ; *c*, zoospores à 2 cils ; *d*, germination en thalle (Frank).

mieux encore traités au mélange de *sulfate de cuivre* et de chaux (bouillie bordelaise). Le soufre, si puissant contre l'oïdium, n'est ici d'aucun effet.

Il importe aussi de donner à la Vigne une fumure suffisante, qui augmente sa force de résistance vis-à-vis des parasites.

6° **Anthracnose ou Black-rot.** — Le Black-rot, ou *mal noir* de la Vigne, se traduit par la formation de taches noires sur les jeunes pousses, puis sur les feuilles, qui bientôt se recroquevillent sur elles-mêmes, en se desséchant ; plus tard, il apparaît aussi sur les fruits. Le Black-rot est dû au *Guignardia Bidwellii* (Ascomycète). Cette maladie est moins répandue en France que le mildew ; elle comporte, comme ce dernier, le traitement au sulfate de cuivre.

Champignons parasites d'animaux. — Parmi les Champignons, qui vivent normalement en parasites dans le corps d'animaux, dont il

provoquent la mort, on peut citer divers entomophages, comme l'*Empuse* de la Mouche (Entomophthorée) et les *Saprolègnes* (Oomycètes), dont les filaments envahissent d'abord le corps de l'Insecte, puis émettent au dehors des rameaux rayonnants, qui couvrent entièrement le cadavre et produisent chacun une spore (Empuse) ou un zoosporange (Saprolègne) à leur terminaison (fig. 794). Par ces spores, la maladie se propage facilement aux Mouches qui passent à proximité.

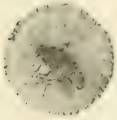


Fig. 794. — Cadavre de Mouche, avec l'auréole des filaments sporangifères d'un Saprolègne (*Saprolegnia ferax*).

L'*Isaria farinosa* (Ascomycète) s'attaque à la larve de la Cochylis, Insecte parasite de la Vigne, qui, dans certaines régions, cause presque autant de ravages que le Phylloxéra. Le thalle de l'*Isaria* se développe si bien à l'intérieur du corps de l'Insecte que le cadavre se trouve bientôt réduit à son enveloppe chitineuse; les filaments intérieurs fructifient ensuite au dehors, comme ceux de l'Empuse, et recouvrent le corps d'une sorte de bourre, d'abord blanche, puis rosée. Il n'est pas impossible que les spores de ce parasite, faciles à cultiver sur des tranches de Pommes de terre et que l'on répandrait sur les ceps au moyen de pulvérisateurs, ne puissent être pratiquement utilisées dans les vignobles pour la destruction de la Cochylis.

On a préconisé de même l'*Isaria densa* (ou *Botrytis tenella*) pour la destruction des Vers blancs, que ce Champignon tue en effet très rapidement.

C'est encore un *Botrytis*, qui occasionne la *muscardine* des Vers à soie, et comme ses spores blanches naissent à l'extérieur du corps de la chenille, la maladie se propage facilement dans les magnaneries.

Les *Cordiceps* (Ascomycètes) détruisent de nombreuses chenilles ou chrysalides, notamment celles du Bombyx processionnaire du Pin, en les envahissant de leurs filaments; le parasite développe ensuite extérieurement à la chenille une fructification en forme de massue pédicellée, avec périthèces, longue parfois de 8-10 centimètres (fig. 795).

Fig. 795. — Fructification (périthèce) d'un Cordiceps (Ascomycète), parasite sur une nymphe de Papillon (Gr. nat).

Citons encore : l'*Achorion* et le *Trichophyton*, formes filamenteuses cloisonnées, qui engendrent chez l'Homme la *teigne* et l'*herpès circiné*; le *Microsporon* de la *pelade*, etc. Ces maladies de la peau exigent, pour disparaître, des pommades soufrées ou mercurielles, et à base de vaseline plutôt que de corps gras.

Enfin le *muguet* des enfants est dû à la Levure blanche (*Saccharomyces albicans*); les cellules de ce Champignon, allongées et associées en chapelets, forment sur la langue, par suite de l'acidité de la salive, un feutrage filamenteux blanc. On combat facilement cette maladie au moyen du bicarbonate de sodium.

3. — Parasites intracellulaires : Chytridiacées. — La maladie hypertrophique, dite *hernie*, de la racine du Chou (fig. 797, *a*), ainsi que la *brunissure* de la Vigne, sont dues à

des parasites, entièrement intracellulaires, du genre Plasmodiophore (Chytridiacée), voisin des Myxomycètes.

1° **Brunissure.** — Le Plasmodiophore, parasite de la Vigne, réside dans les feuilles. Celles-ci offrent en juillet et août des taches brunes ou rougeâtres, qui s'étendent d'abord sur la face supérieure de l'organe, jusqu'à la couvrir entièrement ; après quoi, l'altération gagne la face inférieure, et la feuille finit par se dessécher tout à fait.

Dans ces conditions, le raisin reste petit et ne mûrit pas.

Structure. — Le parasite est constitué simplement par une *masse protoplasmique réticulée* (fig. 796, *b*), simple ou fragmentée, et tantôt isolée

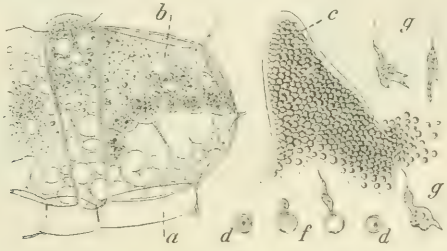


Fig. 796. — *a*, parenchyme d'une hernie de racine de Chou ; *b*, plasmodes inclus du Plasmodiophore (*Plasmodiophora Brassicæ*) (gr. : 350) ; *c*, amas de spores dans la cellule (gr. : 100) ; *d*, spore isolée ; *f*, germination ; *g*, myxamibe, avec vacuole pulsatile, nageant dans l'eau avec son cil vibratile, puis reproduisant la maladie (Woronin).

tantôt en communication avec celles des cellules voisines par les ponctuations des membranes. Il se fixe d'abord dans les cellules palissadiques de la feuille, puis dans les cellules du tissu lacuneux, et là se substitue lentement au protoplasme cellulaire, avec lequel on peut le confondre au premier examen ; finalement, il devient très apparent au microscope, surtout après coagulation par l'alcool.

A ce moment, les cellules épidermiques deviennent le siège d'une dégénérescence, qui se traduit par l'apparition de globules d'un brun rougeâtre, donnant aux feuilles malades leur teinte particulière ; la même substance se constitue ensuite dans les cellules profondes.

Dans la feuille morte, le parasite se dessèche peu à peu, sans donner de spores et sans jamais s'être enveloppé d'une membrane cellulosique.

Il est possible que l'envahissement de la feuille de la Vigne par le Plasmodiophore soit, au moins dans certains cas, une simple conséquence d'une autre maladie, notamment celle provoquée par les piqûres de certaines Cochenilles.

2° **Hernie.** — Dans la racine du Chou, le Plasmodiophore,

fragmenté dans chaque cellule en un certain nombre de masses sphériques, forme ses spores (fig. 796, *c*), par simple enveloppement de ces masses, ou de parcelles plus petites de protoplasme, d'une membrane de cellulose ; leur dissémination n'a lieu qu'après la décomposition de la racine hospitalière.

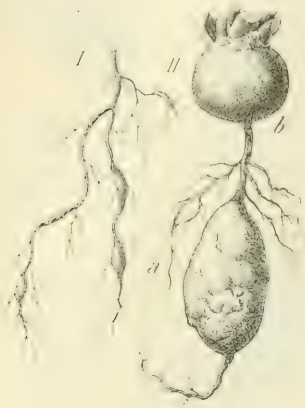


Fig. 797. — I : jeunes racines de Chou, avec hernie en voie de développement (réduit). — II : *b*, racine de Navet ; *a*, hernie (réduit) (Woronin).

De chaque spore sort un myxamibe (*g*), capable de reproduire la maladie.

La présence de ce parasite donne lieu à une hypertrophie parfois énorme de la racine (fig. 797).

3° **Olpide.** — Le genre Olpide (*Olpidium*) cohabite fréquemment avec les Euglènes (fig. 798, *a*) ou avec d'autres Algues (fig. 799, *h*).

Après sa pénétration dans l'hôte, sa masse protoplasmique (*d*) reste animée pendant quelque temps de mouvements amiboïdes, au sein même du protoplasme (*a*) de l'Euglène ; puis elle s'accroît, fait hernie à la surface de cette dernière (*f*) et subdivise son contenu en un grand nombre de zoospores à un cil (*g*), pourvues chacune d'un globule central orangé brillant. Ces zoospores s'échappent ensuite dans l'eau ambiante et pénètrent à leur tour dans des Euglènes.

4 **Nucléophage.** — Les parasites intracellulaires pénètrent parfois *dans la masse même du noyau* ; mais jusqu'ici on n'a observé de semblable localisation que chez les Amibes (Protozoaires).

Le genre Nucléophage, par exemple, consiste en une ou plusieurs masses protoplasmiques arrondies, qui siègent dans le nucléole même du noyau (fig. 800, *f*). En s'accroissant, le parasite hypertrophie le nucléole par irritation, au point de l'amener au contact de la membrane limitante du noyau (*g*) ; il multiplie alors ses noyaux, condense le protoplasme autour de chacun d'eux et se résout de la sorte en un amas de spores arrondies (*i*).

Le Nucléophage, comme le Plasmodiophore et l'Olpide, se rattache à la famille des Chytridiacées, Champignons purement protoplasmiques, ordinairement parasites, voisins des Myxomycètes, et qui s'attaquent fréquemment aux Algues, comme on vient de le voir pour l'Olpide.

II. — ALGUES PARASITES

Bactériacées parasites. — Les plus importantes Algues parasites appartiennent aux Bactériacées (microbes).

Il y a lieu de citer notamment les nombreuses espèces qui occasionnent les maladies contagieuses de l'Homme et des animaux domestiques (Bacille du charbon, Bacille typhique, Bacille virgule du choléra, Microcoque rabique...).

Ce sont les produits spéciaux de sécrétion ou *toxines* de ces microorganismes infectieux, qui, répandus dans l'organisme, provoquent la mort. On y reviendra (voy. *Bactériacées*).

1° **Tumeurs du Pin d'Alep.** — La maladie des Pins d'Alep, caractérisée par l'apparition de tumeurs superficielles, est due à une Bactérie.

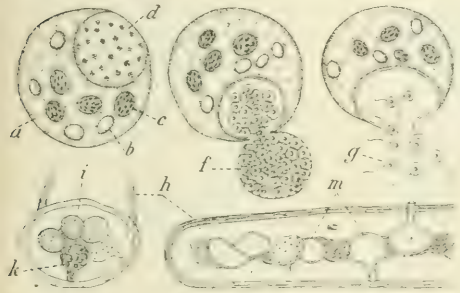


Fig. 798 et 799.

Fig. 800.

Fig. 798 et 799. — *a*, Euglène, envahie par un Olpide (*d*), ce dernier parsemé de granules jaunes ; *b*, paramylon ; *c*, nourriture ingérée ; *f*, sortie des zoospores, celles-ci encore enveloppées d'une membrane hyaline ; *g*, zoospores libres, à un cil. — *h*, filament d'Algue, renfermant une autre espèce d'Olpide (*O. aggregatum*) ; *i*, zoosporanges à divers états ; *k*, zoosporange mûr, s'ouvrant au dehors ; *m*, groupe de sporanges, dont la plupart sont vides (Dangeard).

Fig. 800. — *a*, Amibe ; *b*, son noyau ; *c*, nucléole, renfermant deux parasites du genre Nucléophage ; *d*, corpuscules alimentaires dans des vacuoles digestives ; *f*, parasite accru ; *g*, le même, remplissant entièrement le nucléole ; à gauche, orifice ; *h*, début de la formation des spores ; *i*, sporange mûr (Dangeard).

qui envahit l'arbre, grâce aux piqûres faites préalablement sur l'écorce par un Insecte et qui se propage de proche en proche jusqu'à la zone génératrice intérieure par les interstices cellulaires.

L'irritation qui en résulte se traduit par une multiplication active des cellules du parenchyme, en un mot par une hyperplasie (p. 697), et c'est là l'origine des tumeurs observées sur les Pins malades. Au-dessus de ces tumeurs, les branches cessent de croître et dépérissent.

2° **Tuberculose de l'Olivier.** — Cette autre altération bactérienne, qui fait de grands ravages dans le Midi (Toulon,...), est causée par le Bacille de l'Olivier ; le même parasite donne lieu aussi aux chancres du Frêne.

La maladie se propage, non par pénétration directe du parasite par les surfaces normales, mais surtout par les plaies qui résultent de l'éla-

guage des arbres ou de la grêle. Le Bacille est souvent précédé et en quelque sorte guidé dans sa marche par des Champignons, eux-mêmes parasites, mais qui ne tardent pas à être éliminés par lui.

Dans la profondeur de l'écorce, dans le liber et la zone génératrice libéroligneuse, le Bacille de l'Olivier se multiplie, affame les cellules qu'il assiège, dissocie les parenchymes par liquéfaction des principes pectiques de la lame moyenne des membranes, et finalement perfore la couche cellulosique pour envahir la cavité cellulaire elle-même.

Cette décomposition se poursuit alors de dedans en dehors et provoque la formation de plaies caverneuses, qui s'ouvrent plus ou moins largement

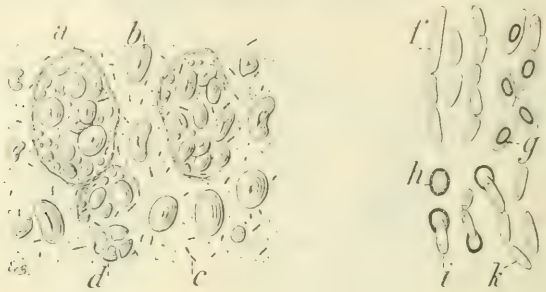


Fig. 801. Fig. 802.

Fig. 801. — Parcelle d'un cotylédon de Haricot, putréfié dans l'eau, au bout d'un mois. — *a*, cellules de parenchyme dissociées ; *b*, grains d'amidon ; *c*, Bacille amylobacter ; *d*, grain d'amidon fragmenté par corrosion (gr. : 500).

Fig. 802. — Bacille amylobacter. — *f*, divers états ; *g*, formation des spores ; *h*, spore isolée ; *i*, germination ; *k*, nouveaux Bacilles (gross. : 1800).

à l'extérieur ; quand ces tuméfactions se répètent sur un certain nombre de branches, l'arbre succombe.

3 **Putréfaction par le Bacille amylobacter.** — Le Bacille amylobacter (fig. 801, *c*), prélevé par exemple sur des graines de Haricot en putréfaction, où il est saprophyte, puis inoculé à une Courge ou autre Cucurbitacée, se comporte dans cette dernière en parasite, comme le Bacille de l'Olivier. Il détruit peu à peu, à l'abri de l'air, tous les tissus cellulosiques et ne laisse en place que les vaisseaux et la cuticule, transformant de la sorte le fruit en une véritable gourde. A la longue, il produit des spores (fig. 802, *g*), une seule par cellule.

Dans cette putréfaction, la masse des Bacilles formés est en définitive peu de chose. Presque tout le carbone du fruit frais se trouve éliminé par lui à l'état d'anhydride carbonique ; l'azote et l'hydrogène se dégagent en majeure partie à l'état libre.

4° Citons encore, comme affection bactérienne de végétaux, le jaunissement et le dépérissement progressif des bulbes de Jacinthe.

Algues parasites d'animaux. — Parmi les maladies animales, autres que celles des animaux domestiques et de l'Homme (voy. *Charbon*, etc.), et qui sont de même causées par des Bactériacées, on peut citer : la *flacherie* des Vers à soie, la maladie des Talitres, etc.

1° *Flacherie.* — La flacherie, très redoutée dans les magnaneries, à cause de la rapidité avec laquelle elle se propage, est due au *Streptocoque* (Microcoque) du Bombyx.

Ce parasite (fig. 803) se développe dans le tube digestif de la chenille, au cours d'une phase variable de la croissance, parfois seulement après la quatrième mue ; la chenille, qui s'était jusqu'alors développée normalement, cesse brusquement de manger, demeure immobile, au point où la maladie s'est emparée d'elle et périt sur place, en conservant toutes les apparences de la vie. De là le nom de *morts-flats*, qui leur est appliqué.

A l'examen anatomique, on constate que les feuilles qui remplissent l'intestin n'ont pas été attaquées par les sucs digestifs, et en outre qu'elles sont envahies par les Streptocoques, tandis que celles des chenilles qui digèrent normalement en sont exemptes.

Et il suffit qu'un Ver à soie encore sain mange quelques fragments de ces feuilles infectées pour contracter la maladie.

La flacherie peut donc se propager très facilement par les déjections des chenilles malades. Aussi est-il strictement nécessaire d'éloigner des chambrées, non seulement les chenilles atteintes, mais même celles qui témoignent d'un simple malaise par un ralentissement dans l'ingestion des feuilles ; car les œufs que donnent les Papillons issus de chenilles malades, sans être déjà envahis par le Streptocoque, n'offrent pourtant plus la vitalité des œufs issus d'individus sains et se trouveraient par là même tout désignés aux atteintes du parasite.

Fig. 803. — Microcoque du Bombyx, en chaînettes ou en cellules isolées, cause de la *flacherie* (gr. : 600).

2° La *maladie des Talitres* et de divers autres Crustacés est due à une Bactérie *phosphorescente*, qui se développe dans le sang et illumine pendant la nuit le corps de l'animal d'une lueur verdâtre ; elle peut être inoculée aux Talitres sains, aux Cloportes, etc., qu'elle fait pareillement luire. Au bout de quelques jours, la phosphorescence diminue, et le Crustacé succombe, sous l'effet des sécrétions toxiques de la Bactérie, qui pullule alors dans le sang.

III. — ANIMAUX PARASITES DES PLANTES

1° Insectes parasites. — Les animaux qui vivent en parasites aux dépens de végétaux appartiennent en majorité à la classe des *Insectes*.

Tels sont, notamment, divers *Hémiptères* (Phylloxéra de la Vigne, Cochenille du Figuier de Barbarie), qui, avec les stylets de leur rostre buccal, piquent les racines ou les feuilles, pour en aspirer ensuite les sucs.

Le Phylloxéra produit de la sorte sur les racines, et même sur les souches, des *nodosités*, qui ne tardent pas à se putréfier, ce qui entraîne l'extension du mal jusqu'au bois et finalement provoque la mort de la racine.

Certains *Hyménoptères* (Cynips femelles) piquent au contraire les tiges ou les feuilles de diverses plantes, au moyen de leur tarière abdominale, pour y déposer leurs œufs. L'irritation qui en résulte se traduit par la formation de *galles*, au milieu desquelles se développe ensuite la larve (galles tanniques des feuilles du Chêne, fig. 804).

Des *Coléoptères*, comme l'Anthonome du Pommier, détruisent les bourgeons à fleurs de divers arbres fruitiers ; le Ver palmiste, larve fort développée d'un Charançon, se fixe dans le bourgeon terminal de certains Palmiers.

On a cité précédemment la Cochylis de la Vigne et son parasite, l'Isaria (p. 686).

Fig. 804.
Galles du Chêne.

2° **Nématodes.** — Quelques *Nématodes* se rencontrent aussi dans les tissus végétaux. L'*Heterodera radicicola*, par exemple, Anguillule qui s'installe dans les points végétatifs de diverses racines, entre les cellules du méristème, provoque par irritation une énorme hypertrophie de ces dernières, accompagnée de multiplication active de noyaux (*Maladie vermiculaire*) (p. 696).

3° **Acariens.** — Ce sont enfin des Arachnides du groupe des *Acariens* qui occasionnent l'*érinose* de la Vigne.

IV. — DES EFFETS DU PARASITISME EN GÉNÉRAL

La présence d'un parasite à la surface de la plante hospitalière ou dans son intérieur donne lieu à une *irritation*, qui, à son tour, se traduit par une *réaction* de la plante lésée, et cette réaction est assez puissante dans certains cas pour lui permettre de résister à l'envahissement.

L'irritation est d'ailleurs réciproque, c'est-à-dire que si le parasite stimule la plante hospitalière, ce qui est plus spécialement l'objet de notre étude, celle-ci à son tour influe sur le parasite.

1° **Causes de l'irritation.** — L'irritation peut naître du simple *contact*, par exemple dans les plantes atteintes d'Ustilage intercellulaire (p. 671), exactement comme, dans les plantes volubiles, le contact avec le support provoque la courbure et l'enroulement de la tige, par suite du ralentissement de croissance, survenu au point touché ; mais l'excitation est alors ordinairement faible.

L'irritation provient surtout d'*actions chimiques*, qui troublent la nutrition de la plante hospitalière. Telle est, par exemple, l'attaque des principes pectiques des membranes, qui permet au parasite d'envelopper et de bloquer en quelque sorte la cellule ; puis la perforation des lames cellulosiques

elles-mêmes, qui lui donne libre accès dans la cavité cellulaire. Ces actions s'exercent probablement par l'intermédiaire de principes diastasiques, que le parasite sécrète, en vertu même de l'excitation exercée sur lui par les tissus hospitaliers.

Ajoutons à cela l'absorption élective des principes nourriciers des sucs de l'hôte par le parasite, et inversement l'exosmose, par ce dernier, de principes divers, parfois toxiques, qui se diffusent dans les tissus envahis. Ce sont là deux causes d'altération du milieu intérieur de l'hôte, de nature aussi à retentir sur sa nutrition.

2° **Prédisposition à l'envahissement.** — On conçoit, d'après ce qui précède, que, dans une espèce donnée, les individus plus particulièrement marqués pour le développement rapide des parasites sont ceux que des troubles nutritifs auront préalablement affaiblis.

C'est ainsi que la respiration asphyxique des racines dans un sol trop compact et mal aéré, l'excès d'eau, l'excès d'aliments minéraux ou organiques, ou encore la végétation dans un milieu insuffisamment éclairé, qui provoque l'étiolement, créent chez les plantes autant d'états pathologiques.

L'humidité ne favorise pas seulement le développement des spores des Champignons ; elle diminue la résistance de la plante envahie, ce qui explique la coïncidence des pluies prolongées de printemps avec l'extension rapide des épidémies, comme le *mildew*, diverses *rouilles*, l'*ergotisme*.

Influence de l'aliment. — La nature de l'alimentation, ainsi que les proportions de ses composants, jouent un grand rôle dans le degré de résistance des plantes aux parasites.

C'est ainsi qu'un excès de certains aliments, en modifiant la composition des sucs intérieurs, peut favoriser l'infection, en plaçant les produits émis par le parasite (diastases dissociantes, toxines) dans de meilleures conditions d'action, pour dissocier et tuer les éléments de l'hôte. La virulence des espèces bactériennes peut même, en pareil milieu, se trouver exaltée.

Il est reconnu, par exemple, que l'excès d'alimentation azotée, tant minérale qu'organique, prédispose les tubercules de Pomme de terre à la *pourriture bactérienne*, ainsi qu'à l'invasion du Phytophtore ; une trop forte proportion de chaux ou de potasse produit le même effet.

L'influence déprimante de ces deux bases provient sans doute de la diminution d'acidité du suc cellulaire, qui résulte de leur absorption ; car on a constaté que la diastase, émise par le parasite pour dissocier les parenchymes, par liquéfaction des principes pectiques de la lame moyenne des membranes, n'exerce bien son action hydratante qu'en milieu neutre ou alcalin.

Ce qui corrobore cette interprétation, c'est que les phosphates, qui sont absorbés à l'état de combinaisons acides, telles que phosphocarbonates, et qui, par suite, entravent l'action diastasique, augmentent la résistance des tubercules, à l'inverse des nitrates, de la chaux et de la potasse.

Le Blé fournit un autre exemple de l'influence déprimante de l'excès d'aliments : dans un sol trop riche en nitrates (p. 490), il est en effet sujet à la *rouille* et en outre à la *verse*.

En sol calcaire, les Mélèzes sont fréquemment atteints de chancres fongiques, qui les font périr, tandis qu'en sol siliceux le même Champignon nuit généralement peu à ces arbres.

C'est donc un problème de toute importance, pour la bonne marche des cultures, que la détermination précise de l'aliment, qui, tout en favorisant une végétation active, rende les milieux intérieurs incompatibles avec le développement des parasites et confère ainsi à la plante l'immunité.

Influence de l'état des surfaces. — L'*immunité* contre les maladies, dont jouissent certaines espèces, ou certains individus dans une espèce donnée, résulte, dans bien des cas, non d'une composition chimique incompatible avec la végétation des parasites, mais d'un développement convenable des éléments protecteurs périphériques, notamment de la cuticule épidermique et du liège.

Ainsi, un jeune plant de Maïs est plus accessible à l'Ustilage qu'un plant adulte, à cause de la délicatesse de ses membranes superficielles; un fruit charnu mûr et amolli se montre d'ordinaire plus vulnérable que ce même fruit non mûr et plus résistant.

Mais l'immunité est alors toute relative ; car il suffit de rompre les barrières naturelles, en pratiquant par exemple une incision dans la plante, et d'y déposer les germes de la maladie, pour voir cette dernière se développer.

3° **Réaction opposée par l'hôte au parasite.** — La réac-

tion opposée au parasite par la plante hospitalière est des plus variables, selon la nature et l'âge de l'association considérée.

1° *Résistance faible : atrophie ou décomposition.* — La résistance est faible, d'une manière générale, dans tous les cas où le parasite rencontre les conditions les plus favorables à son développement : elle entraîne alors souvent la *décomposition* ou l'*atrophie des tissus attaqués.*

Ainsi, peu de temps après l'envahissement bactérien de l'Olivier, les cellules corticales sont désagrégées et tuées par les sécrétions du Bacille ; finalement, elles se décomposent, au sein de la tumeur ainsi constituée.

Dans le Cerisier atteint d'Ascospore (*Ascospora Beyerinckii*), des taches rouges, puis brunes, apparaissent sur les feuilles, dès que commence la germination des spores du parasite au niveau de ces taches. Le protoplasme des cellules atteintes est rapidement tué : après quoi, les filaments du Champignon se développent en véritables saprophytes dans les plages mortifiées, pour, de là, gagner les régions encore vivantes et saines de la feuille, qu'ils empoisonnent pareillement.

L'atrophie des tissus est fréquente dans les fleurs et fruits des plantes envahies, les sucs nourriciers n'arrivant plus à ces organes qu'en quantité insuffisante, par suite d'épuisement général du corps : c'est ainsi que les parasites de la Vigne (*mildew*,...) empêchent le raisin de grossir.

La faible réaction de l'être attaqué n'entraîne pas nécessairement la décomposition locale du corps ; dans des cas assez nombreux, il s'établit au contraire une sorte d'accommodement entre les deux êtres associés.

Les filaments intercellulaires de l'Ustilage du Maïs, par exemple, ne nuisent pas sensiblement à la plante hospitalière, tant qu'ils restent à l'état végétatif, et il semble bien y avoir équilibre entre les deux plantes.

2° *Résistance accompagnée d'hypertrophie.* — Ailleurs, contrairement à ce qui vient d'être dit, la plante résiste. Les tissus atteints sont le siège d'une nutrition plus active : leur vitalité se trouve exaltée, et il peut y avoir, de ce fait, compensation, et au delà, des pertes dues au prélèvement de principes alimentaires par le parasite. On constate notamment une *hypertrophie des parenchymes*, qui peut porter à la fois sur la taille de la cellule et sur celle de son noyau.

Dans les feuilles envahies par les Puccinies (fig. 767), les noyaux des cellules attaquées s'accroissent notablement, et l'excitation peut se propager à distance, sans doute par diffusion des principes stimulants, exosmosés par le parasite ; car on constate l'agrandissement du noyau dans des cellules entièrement indemnes de suçoirs, et même de filaments parasites.

Dans les Pins attaqués de *rouille* (*Peridermium*), les noyaux des cellules occupées par un suçoir acquièrent parfois un diamètre double de celui des noyaux normaux, et la masse de chromatine s'y accroît parallèlement ; il y a donc là véritablement croissance, et non simple distension.

L'Olpide du Coquelicot, parasite protoplasmique intracellulaire (fig. 798, *d*), excite les cellules où il se trouve logé, au point que leur volume peut être centuplé ; quant au parasite, qui s'accroît lui aussi, au fur et à mesure de ce développement, il peut atteindre 5 000 fois son volume primitif.

Dans les racines atteintes de la *maladie vermiculaire* (p. 692), l'Anguillule se loge, comme l'on sait, entre les cellules du méristème subterminal de la racine. Or, ces cellules, et notamment celles destinées à devenir des vaisseaux, se dilatent en véritables *poches aquifères*, à membrane cellulosique épaissie ; leur protoplasme s'accroît notablement, et leur noyau acquiert un diamètre jusqu'à 10 fois plus considérable que celui des éléments normaux. Même, les noyaux hypertrophiés peuvent se subdiviser, et l'on a constaté, dans une racine de Céleri envahie, la présence de plus de 60 noyaux dans l'une de ces cellules accrues.

Ici encore, l'irritation peut se propager à distance, grâce à la diffusion des produits élaborés par le parasite ; car les cellules péricycliques et corticales de la racine se gonflent parfois jusqu'à faire éclater les assises superficielles.

Remarquons ici que cet état hydropique, créé par l'Anguillule, est favorable à la plante qui végète en terrain sec, funeste au contraire à celle qui croît dans les serres et dans les terres humides. En Algérie, par exemple, certains fruits, comme les tomates, ne mûrissent bien que lorsque les racines de la plante sont habitées par le parasite ; car, alors seulement, ces dernières peuvent accumuler dans leurs cellules hypertrophiées l'eau qui leur permet de résister aux longues périodes de sécheresses.

3° *Résistance accompagnée d'hypertrophie et d'hyperplasie.*

— L'hypertrophie se complique quelquefois d'*hyperplasie*, c'est-à-dire de multiplication cellulaire pathologique, indice d'une irritabilité plus aiguë. L'hyperplasie donne lieu fréquemment à une tuméfaction très apparente de la plante hospitalière (fig. 805 *bis*).

Le Pin d'Alep fournit un exemple de cette réaction, spéciale d'ailleurs aux tissus jeunes (méristèmes). Lorsque la Bactérie parasite est arrivée au niveau de l'assise génératrice, les cellules de cette dernière se cloisonnent plus souvent et irrégulièrement, d'où résulte aux points envahis un nodule de parenchyme, origine d'une tumeur, qui petit à petit soulève l'écorce. La production de bois et de liber ne reprend qu'à une certaine distance du foyer d'infection, sur la face externe des nodules hyperplasiques, en sorte que les couches ligneuses nouvelles finissent par englober ces masses parenchymateuses inflammatoires, avec leurs colonies bactériennes, et par là circonscrivent le mal.

Fig. 805. — I, fleur femelle du Lychnis dioïque ; *a*, calice gamosépale renflé ; on voit les 5 styles. — II, pétale isolé : *b*, limbe ; *a*, languette, divisée en 4 lobes ; *c*, onglet. — III, *b*, ovaire ; *c*, les 5 styles ; *a*, rudiments des 10 étamines sur le réceptacle. — IV, étamines d'une fleur mâle (5 plus longues). — V, capsule ouverte ; *a*, calice persistant (grand. nat.).

C'est à une excitation du même genre que sont dues les tumeurs, dites *chaudrons*, que présente le tronc de divers arbres forestiers (Pin,...), envahis par les Puccinies.

Hyperplasie dans le Lychnis dioïque. — Un exemple remarquable d'hyperplasie, dans un organe normalement atrophié, est offert par le Lychnis dioïque, lorsqu'il est envahi par l'Ustilage des anthères (*Ustilago antherarum*).

Les fleurs femelles de cette plante (fig. 805, I) possèdent, outre leur pistil normalement conformé (III), des rudiments d'étamines (*a*), et c'est dans les ébauches des sacs polliniques que s'installent les filaments du parasite. Là, ces derniers détruisent les cellules mères du pollen et ne laissent subsister que l'épiderme et l'assise sous-jacente de parenchyme.

Or, l'excitation produite est telle que le filet, ordinairement avorté, de ces étamines se développe et donne à la fleur l'apparence hermaphro-

dite. En réalité, ces filets hyperplasiques supportent simplement, au lieu de sacs polliniques, les amas de spores de l'Ustilage, qu'une déhiscence normale de la paroi met ensuite en liberté.

Dans les fleurs mâles (IV), les anthères envahies subissent une légère déformation et leur filet s'élargit.

Les *galles* (fig. 804) témoignent, elles aussi, de l'énergique hyperplasie, que peuvent occasionner les Insectes piqueurs dans les tissus végétaux, lorsqu'ils y déposent leurs œufs, entourés d'une sorte de venin excitateur; l'irritation ne fait ensuite qu'augmenter, quand la larve sort de l'œuf.

L'hyperplasie n'est pas seulement la conséquence de la vie parasitaire ; les êtres associés en symbiose harmonique peuvent aussi réagir l'un sur l'autre de semblable manière.

C'est ce que montrent notamment les Lichens (p. 702) et mieux encore les radicelles à Bactéroïdes, courtes et hypertrophiées, des Légumineuses (p. 604).

4° *Variation de durée de la plante envahie.* — Un autre effet de l'excitation des tissus végétaux par les parasites consiste dans la *production prématurée des pousses aériennes*, comme par exemple dans l'Anémone (*A. ranunculoides*), atteinte de *rouille* (*Æcidium punctatum*) à la souche.

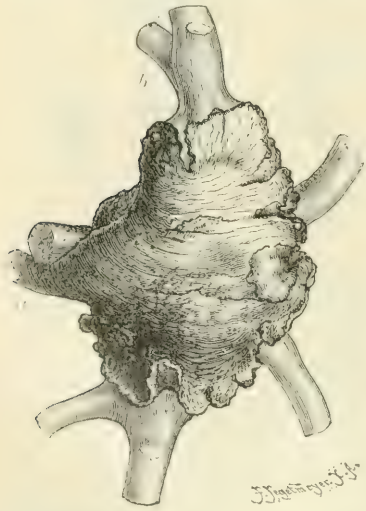


Fig. 805 *bis*. — Tumeur produite par un Phoradendron (*a*), plante parasite, sur la plante hospitalière (*b*), Santalacée de Mexico (Engler).

Ailleurs, c'est une persistance plus longue de certains organes que l'on constate, par exemple dans les feuilles d'Airelle (*Vaccinium uliginosum*), atteintes d'Exobaside (*Exobasidium Vaccinii*), ou au contraire une caducité plus marquée, comme dans les feuilles des *balais de sorcière* du Sapin, touffes serrées de branches courtes, attaquées par une *rouille*, l'*Æcidium elatinum*.

On le voit, selon le degré d'excitabilité et de résistance de la plante envahie, c'est une décomposition, une atrophie, une hypertrophie ou une hyperplasie, — ces derniers effets parfois utiles à l'état général de la plante hospitalière, — qui résultent de l'action des parasites.

CHAPITRE II

SYMBIOSE

Définition. — Il y a *symbiose harmonique* ou *symbiose proprement dite*, toutes les fois que les êtres associés se rendent mutuellement service et par suite prospèrent au contact l'un de l'autre, bien qu'inégalement.

La symbiose s'effectue d'ordinaire entre végétaux (*symbiose phytophytique*), parfois cependant entre plantes et animaux simples (*symbiose zoophytique*).

Parmi les associations exclusivement végétales, on remarque : les *Lichens*, complexes d'Algues vertes et de Champignons, ordinairement ascomycètes ; les associations entre les racines de divers arbres (Hêtre,...) et certains Champignons, qualifiés de *Mycorhizes* ; celles des racines des Légumineuses avec le Bacille radicicole ; enfin, les associations entre ferments (*ferments symbiotes*).

La symbiose zoophytique a lieu le plus souvent entre Algues vertes unicellulaires ou *zoochlorelles* et Infusoires : en outre, entre ces mêmes Algues et l'Hydre verte, etc.

1. — Symbiose de Champignons et d'Algues vertes : Lichens. — Les Lichens, ces Thallophytes longtemps considérés comme des plantes simples, résultent en réalité de l'association d'Algues vertes inférieures et de Champignons, comme le prouve, d'une part leur structure, d'autre part leur synthèse. Ce sont, en un mot, des *Mycophycophytes*.

1° Forme des Lichens. — Le *thalle* ou corps végétatif des Lichens offre trois formes principales.

1° Fréquemment, il se présente en plaques minces et irrégulières, étalées sur les rochers, sur les écorces mortes, etc. : on les qualifie, dans ce cas, de *Lichens foliacés*. Telle est la Parmélie, dont le thalle jaune est fréquent sur les troncs d'arbres (fig. 806).

2° Ailleurs, le thalle forme de petits arbuscules rameux, dont les branches sont, tantôt cylindriques, comme dans la Cladonie du Renne (*Cladonia rangiferina*) et l'Orseille, ou dans

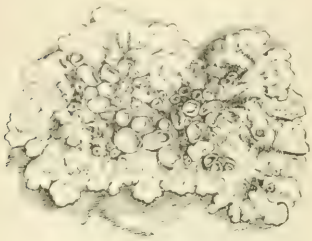


Fig. 806.

Fig. 807.

Fig. 806. — Parmélie des murs, portant de nombreuses apothécies.

Fig. 807. — Coupe d'une apothécie ou périthèce. — *b*, rhizines du Lichen; *a*, zone formée d'asques et de paraphyses, portée par un disque de pseudo-parenchyme serré.

l'Usnée barbue (*Usnea barbata*), qui couvre de ses longues touffes pendantes les branches âgées des Sapins; tantôt *aplaties*, comme dans le Cétraire d'Islande (*Cetraria islandica*) (fig. 808), espèce riche en mucilage adoucissant (pâte de Lichen) : ce sont alors des *Lichens fruticuleux*.

Fig. 808. — Cétraire d'Islande (*Cetraria islandica*). — *b*, thalle dressé rameux; *a*, apothécies (grand. nat.).

3° D'autres Lichens enfin revêtent l'aspect de croûtes, ou de bandes de minime épaisseur, fortement attachées aux écorces ou aux pierres, comme la Graphide élégante (*Graphis elegans*), qui dessine sur les écorces un enchevêtrement de bandes noires aplaties, ou la Pertusaire et la Verrucaire, qui forment des croûtes saillantes dures : ce sont là des *Lichens crustacés*.

Les teintes des Lichens sont très variées; certaines espèces industrielles, notamment les Orseilles, formes fruticuleuses, fournissent une matière colorante violette.

Dans ces diverses formes, c'est d'ordinaire le Champignon qui prédomine, et c'est lui qui donne, même aux Lichens foliacés ou fruticuleux, leur texture ordinairement sèche.

Quand, au contraire, c'est l'Algue qui est prépondérante, le Lichen offre une consistance molle ; il devient même tout à fait *gélatineux*, quand les cellules de l'Algue sont couvertes d'une couche gélifiée, capable de se gonfler en absorbant de l'eau, comme dans le genre Collème (*Collema*).

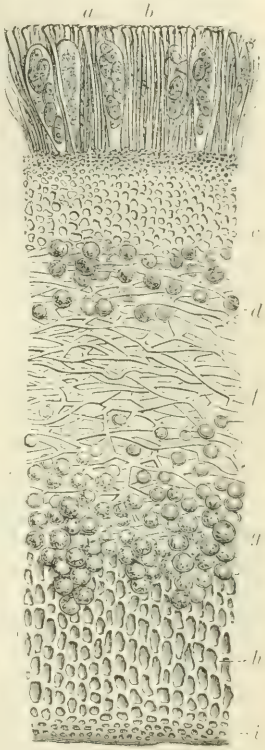


Fig. 809. — Coupe du thalle du Cétraire d'Islande, au niveau d'une apothécie. — *a*, asques octosporés ; *b*, paraphyses ; *c*, couche corticale ; *d*, *g*, couches à gonidies ; *f*, couche médullaire ; *h*, couche corticale ; *i*, portion limitante plus serrée.

2° **Structure.** — Examinons par exemple la section transversale d'un Lichen foliacé ou fruticuleux (fig. 809).

Nous y distinguons les parties suivantes :

1° Sur chaque face du thalle, un tissu serré, formé de filaments mycéliens secs, étroitement unis entre eux, de manière à constituer un pseudoparenchyme : c'est la *couche corticale*, supérieure (*c*) et inférieure (*h*, *i*).

2° Entre les deux couches précédentes, les mêmes filaments fongiques, nommés parfois *hyphes*, sont enchevêtrés en un réseau lâche et forment la *couche médullaire* (*f*).

3° Dans la portion limitante de cette dernière, à proximité de la lumière, les interstices du réseau sont occupés par des cellules vertes (*d*, *g*) nommées parfois *gonidies*, tantôt isolées, tantôt réunies en filaments ondulés ou en petits amas. Ces cellules représentent l'*Algue lichénique*, associée au Champignon ; elles forment, avec la partie correspondante des filaments fongiques incolores, la *couche chlorophyllienne* du thalle.

Dans les Lichens foliacés, la portion profonde de la couche médullaire reste d'ordinaire dépourvue d'Algues ; dans les Lichens fruticuleux, au contraire, la couche verte se constitue tout autour des rameaux (fig. 809).

4° Le thalle ainsi composé est rattaché au sol par des cordons filamenteux, dits *rhizines* (fig. 807, *b*), appartenant exclusivement au Champignon.

A leur origine, les rhizines sont tantôt simples, tantôt massives, par suite d'association de filaments ; elles servent à fixer la plante au sol et à absorber les sucs nourriciers.

Mode d'union des deux plantes. — Notons que, dans les points où le contact s'établit entre l'Algue et le Champignon, c'est par simple *juxtaposition des membranes* (fig. 810).

On observe cependant, çà et là, à l'intérieur même des cellules vertes, des suçoirs émanés des filaments fongiques : mais les cellules ainsi envahies s'hypertrophient par l'effet de l'irritation et finissent par périr. Dans ce cas, la symbiose passe localement au parasitisme.

Dans les *Lichens gélatineux* (Collème....), les filaments du Champignon, relativement peu nombreux, se ramifient simplement dans la couche gélifiée qui limite les filaments ou les amas cellulaires de l'Algue, sans constituer de couche corticale, à proprement parler. C'est donc l'Algue qui, dans ce cas, donne sa forme au Lichen, et non le Champignon, comme dans les genres précédents.

3° **Avantages réciproques de l'association.** — L'avantage qui résulte de l'association pour chacun des deux êtres lichéniques est évident ; toutefois, il est surtout marqué pour le Champignon.

L'Algue tire des filaments fongiques qui l'environnent, non seulement son aliment minéral salin, mais jusqu'à l'anhydride carbonique qu'ils exhalent par leur respiration et qu'elle seule est capable d'assimiler, grâce à sa chlorophylle ; le reste de l'anhydride carbonique absorbé est puisé directement par l'Algue dans l'atmosphère. En outre, l'Algue est protégée contre la dessiccation ou la destruction par le feutrage même des filaments du Champignon, ce qui assure la continuité de sa végétation : sa croissance et sa multiplication, dans bien des Lichens, sont du reste plus actives qu'à l'état libre. Mais il n'en reste pas moins que l'Algue peut vivre isolément, sans le secours du Champignon.

Le Champignon, d'autre part, emprunte à l'Algue les composés organiques (sucres,...), issus de l'assimilation chlorophyllienne, et il les puise exclusivement en elle, si le substratum du Lichen est minéral (rochers). S'il végète sur des matières organiques (écorces), ces dernières peuvent intervenir pour une part, grâce aux rhizines, dans sa nutrition. Isolé, le Champignon végète mal, ou même, sur le roc, périt.

Importance des Lichens dans la nature. — C'est surtout dans le cas où le Lichen arrive à s'installer sur une roche stérile que la solidarité entre les deux êtres devient étroite. Sur un pareil substratum, en effet, l'un des associés comme l'autre souffriraient de l'isolement : l'Algue se dessécherait, et le Champignon périrait, faute de carbone organique.

A la longue, par suite de la décomposition de la roche et des portions anciennes du thalle du Lichen, les premiers éléments d'un sol végétal se constituent, où désormais le Champignon puise, en saprophyte, une partie de ses principes nourriciers.

Plus tard, des plantes plus élevées, telles que des Mousses et des Graminées, trouvent à leur tour à se fixer sur cette terre, créée par les Lichens, et contribuent, elles aussi, à l'épaissir, préparant de la sorte le support indispensable au développement d'une végétation arborescente.

C'est donc en définitive aux Lichens que le tapis des plantes vasculaires doit de pouvoir s'étendre aux surfaces les plus dénudées et les plus stériles, où, isolément, ni l'Algue ni le Champignon ne sauraient durer, ce qui a justement fait qualifier les Lichens de « Créateurs du sol végétal ».

4° Nature des êtres lichéniques ; périthèces. — Les *Champignons lichéniques* appartiennent presque tous à l'ordre des Ascomycètes, comme l'atteste leur fructification (fig. 807) : les spores naissent, en effet, ordinairement au nombre de huit, dans de grandes cellules ovoïdes ou *asques*, groupées en *périthèces* (fig. 809, *a*).

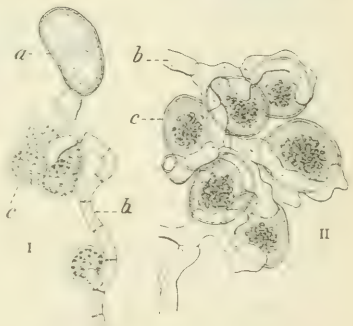


Fig. 810. — I, début du *Physcia parietina* ; *a*, spore du Champignon, semée sur une couche (*c*) de Protococques (*Protococcus viridis*) ; *b*, filament fongique, qui commence à enlacer l'Algue. — II, portion de thalle d'*Opegrapha varia* ; *c*, Algue (Trentépohlie, genre à suc cellulaire rouge) ; *b*, Champignon (gr. : 800) (Bornet).

Les périthèces sont ces petites coupes (*apothécies*), disséminées à la surface du thalle du Lichen (Parmélie, fig. 806 ; Cétraire, fig. 808, *a*). Dans certains genres, ils se constituent à l'intérieur, et alors communiquent avec le dehors par un orifice. Les spores, incluses dans les asques, sont simples ou subdivisées par une cloison transversale ; elles sont souvent projetées avec force au dehors à la maturité.

Indépendamment de ces spores proprement dites ou *ascospores*, les Champignons lichéniques produisent encore des *conceptacles à conidies* (voy. *Champignons*).

L'*Algue lichénique* est représentée, soit par une Cyanophycée (Nostoc), soit et plus ordinairement par une Chloro-

phycée, par exemple un Protocoque (fig. 810, I, *c*), genre unicellulaire, fréquent sur les écorces des arbres, qu'il couvre d'une poudre verte, ou une Trentépohlie (fig. 810, II, *c*) : elle ne se reproduit jamais dans le Lichen.

C'est donc le Champignon qui est prépondérant dans l'association ; car lui seul y traverse toutes les phases de son développement. Aussi rattache-t-on les Lichens à la classe des Champignons, malgré leur constitution double.

Une même espèce d'Algue peut d'ailleurs entrer dans la constitution de plusieurs Lichens très différents, et inversement des Lichens très voisins peuvent renfermer des Algues distinctes. Il arrive même, exceptionnellement, qu'un seul et même thalle de Lichen renferme deux ou un plus grand nombre d'espèces d'Algues et par suite se développe de diverses manières, selon le point du thalle que l'on considère, à cause de la réaction réciproque différente des couples d'êtres en présence.

Dissociation des Lichens. — L'association lichénique n'a pas nécessairement une durée indéfinie ; les conditions de milieu peuvent devenir défavorables à l'un des deux organismes composants et occasionner son dépérissement.

C'est ainsi que l'action prolongée de l'eau tue le Champignon, sans nuire à l'Algue, et, dès lors, cette dernière reprend la vie indépendante.

Synthèse des Lichens. — 1° **Dans la nature.** — Une fois les spores disséminées et répandues par le vent de tous côtés, qu'il s'agisse d'ailleurs d'ascospore sou spores typiques, ou simplement de conidies, spores accessoires de dissémination, de nouveaux Lichens ne peuvent prendre naissance que si le hasard les rapproche de l'une des espèces d'Algues, avec lesquelles elles sont susceptibles de nouer association.

Dans ce cas, la spore, en germant, enlace petit à petit l'Algue de certains de ses filaments incolores (fig. 810), en même temps qu'elle en enfonce d'autres dans le substratum ; l'alimentation carbonée du Champignon étant de la sorte assurée, le thalle se développe vigoureusement. L'Algue, à son tour, sous l'excitation provoquée par le contact, accroît et multiplie ses éléments, et l'ébauche du Lichen ne tarde pas à devenir apparente.

Si, au contraire, l'Algue manque au voisinage de la spore, le jeune thalle issu de cette dernière se flétrit d'autant plus vite qu'il se trouve dans un sol moins riche en matières organiques. Les Protocoques verts étant extrêmement répandus sur les écorces des arbres, et de nombreux Champignons lichéniques pouvant s'associer à eux, on comprend la rapidité avec laquelle se propagent certains Lichens (Parmélie).

2° **Synthèse expérimentale.** — La nature associée des Lichens n'a été

entièrement reconnue que du jour où il a été possible de réaliser, par l'expérience, une semblable association, c'est-à-dire de faire la *synthèse d'un Lichen*.

a) *Synthèse directe.* — Les Lichens les plus favorables à la réalisation d'une synthèse directe sont ceux où, par suite même du développement de l'Algue dans les interstices des asques, et jusqu'à la surface du périthèce, les gonidies se trouvent projetées au dehors, en même temps que les spores, à la maturité. C'est le cas pour l'Endocarpon et pour quelques autres genres, cantonnés de préférence sur les sols argileux.

En recueillant le mélange de gonidies et de spores, au moment de la déhiscence des périthèces, et en le semant sur des plaques d'argile humide, on peut suivre directement le développement de nombreuses espèces de Lichens et obtenir, au bout de quelques mois, des périthèces semblables à ceux du Lichen générateur.

Sorédies. — Il se produit là, en somme, une sorte de *bouturage* des Lichens, qui n'est pas sans analogie avec leur multiplication végétative.

On sait, en effet, que les Lichens mettent en liberté de petits corpuscules, dits *sorédies*, qui consistent en un groupe de cellules vertes, emprisonnées sous un revêtement de filaments fongiques (fig. 812).

La différence est que, dans une sorédie, le Lichen existe tout constitué, minuscule il est vrai; tandis que, dans le cas de la synthèse naturelle, les spores peuvent ne pas trouver toujours de cellules vertes dans leur voisinage immédiat.

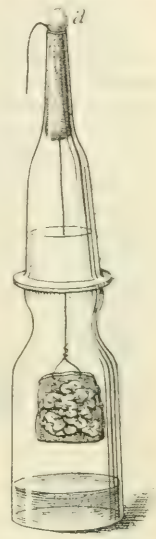


Fig. 811. — Flacon Pasteur, avec couvercle rodé à l'émeri, fermé en haut par un tampon de coton roussi (*a*), et renfermant une culture pure d'un Lichen (ou d'une Algue) sur écorce (Bonnier).

b) *Synthèse indirecte.* — Dans cette synthèse, qui est la véritable synthèse expérimentale, on recueille séparément les spores et l'Algue des Lichens qu'il s'agit de reconstituer.

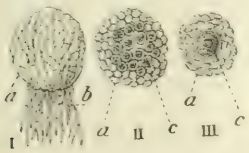


Fig. 812.

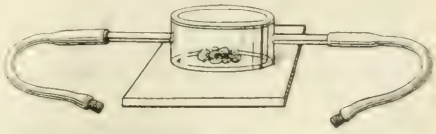


Fig. 812 *bis*.

Fig. 812, I, sorédie de Physcia (*Physcia parietina*), en voie de germination; *a*, paroi de filaments fongiques; *b*, rhizines. — II, coupe transv.; *c*, gonidies. — III, sorédie simple, à une seule gonidie (*c*), de l'Usnée barbue.

Fig. 812 *bis*. — *Cellule* à deux tubes, renfermant une culture de Lichen; les deux tubes de caoutchouc, normalement fermés, permettent de renouveler à volonté l'air intérieur, par aspiration (Bonnier).

On cultive ensuite l'Algue en milieu stérilisé, pour l'obtenir à l'état

pur; quant aux spores, après les avoir recueillies lors de la déhiscence des périthèces, il faut vérifier directement leur pureté au microscope.

Il ne reste plus alors qu'à semer les deux plantes, côte à côte, sur un substratum inerte, écorce ou roche, lui-même préalablement stérilisé, et placé à l'abri des germes ambiants. De cette manière, on arrive à obtenir non seulement le thalle des Lichens, mais leurs fructifications.

Voici comment on procède pour cette synthèse.

Sur des fragments de plâtre ou d'écorce, préalablement chauffés à 115 degrés, on sème quelques cellules de Protocoques, recueillies directement, au moyen d'un scalpel flambé, sur une écorce d'arbre, où la végétation de cette Algue s'effectue avec vigueur, et l'on introduit chaque culture au bout d'un fil de fer dans un flacon Pasteur stérilisé (fig. 811).

Au bout de quelque temps, on constate que certaines cultures sont

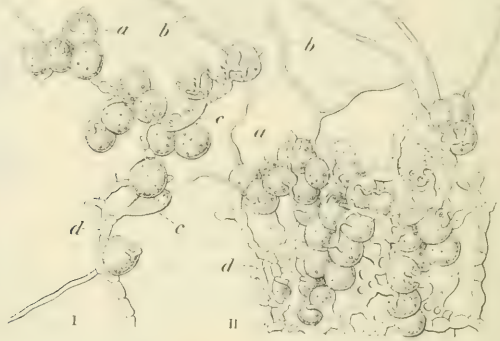


Fig. 813. — Synthèse du Physcia (*Physcia parietina*). — I, *a*, cellules de l'Algue; *b*, filaments chercheurs; *c*, spores du Champignon; *d*, filaments renflés et cloisonnés. — II, *d*, filaments renflés, rapprochés en pseudoparenchyme; quelques-uns recouvrent les gonidies (*a*) (Bonnier).

pures, tandis que d'autres sont mélangées d'organismes étrangers : les premières seules sont conservées.

On peut cultiver aussi et obtenir à l'état pur les gonidies du Physcia (*Physcia parietina*) dans un mélange d'extrait de malt et de gélatine à 10 p. 100. On part, pour cela, de coupes minces de ce Lichen, dépourvues autant que possible de germes étrangers, et l'on porte sur de nouvelle gélatine nutritive les cultures dont le développement a été convenable; on obtient ainsi des colonies vertes plus ou moins étendues de l'Algue. Un fait à remarquer est que, dans ce milieu, les *gonidies produisent des zoospores*, pourvues de deux cils vibratiles antérieurs, ce qui n'a jamais lieu au sein même des Lichens.

D'autre part, pour recueillir les spores, on applique directement de petites lamelles de verre bien propres sur les périthèces (apothécies) l'une Parmélie, d'un Physcia, et on ne conserve, après examen microscopique, que celles qui ne portent pas autre chose que des spores.

On recueille ensuite avec précaution une petite quantité de cellules de l'Algue, au moyen d'un scalpel flambé, que l'on passe immédiatement après sur une lamelle pour entraîner des spores, et l'on dépose le mélange

sur un substratum stérilisé, renfermé dans un flacon Pasteur ; enfin, on flambe le goulot et on ferme. On peut aussi opérer en tube (fig. 814).

Le nombre des flacons ou tubes préparés de la sorte doit être assez grand; car, malgré les précautions prises, les uns ne sont le siège d'aucun développement ou d'une végétation autre que le Lichen recherché, les autres ne donnent lieu qu'à l'Algue. Seules, d'ordinaire, quelques cultures réussissent et produisent un thalle avec apothécies, en un mot reconstituent le Lichen, tel qu'il végète dans la nature (fig. 814).

A plus forte raison les cultures pratiquées à l'air libre sont-elles entravées par l'apport incessant de spores étrangères, si facilement entraînées par le vent; aussi n'obtient-on guère, dans ce cas, que des ébauches d'associations lichéniques.

On peut encore faire les cultures dans des éprouvettes, traversées par un lent courant d'air, lequel a été préalablement dépourvu de germes par son passage au travers d'un tampon de coton roussi, puis d'un flacon laveur ; ou encore opérer *en cellule* (fig. 812 *bis*), dispositif plus commode pour la constatation des progrès du développement au microscope.

Formation du Lichen. — L'alliance s'effectue de la manière suivante.

Les filaments, issus des spores en germination, s'allongent (fig. 813, I) et émettent de petites ramifications (*filaments crampons*), qui prennent contact avec les cellules vertes de l'Algue et les enveloppent (*a*).

L'ébauche première du Lichen étant ainsi constituée, les extrémités des filaments, en quête d'autres Algues, rayonnent tout autour en cordons longs et grêles (*b*) (*filaments chercheurs*), qui plus tard constituent avec les précédents la couche gonidienne ou couche verte du thalle.

Pendant ce temps, dans la partie moyenne, avoisinant les gonidies, les filaments se renflent (II, *d*), prennent des cloisons transversales nombreuses et s'enchevêtrent, pour constituer petit à petit le pseudoparenchyme plus ou moins serré, dans lequel le Champignon existe seul, et où prennent naissance plus tard les apothécies.

Fig. 814. — Tube stérilisé, fermé par un tampon de coton roussi et renfermant une culture de Lichen par synthèse, sur écorce (Bonnier).

2. — Symbiose de Champignons et de protonèmes de Mousses. — Les Champignons lichéniques ne se bornent pas à vivre en symbiose avec des Algues ; ils peuvent aussi contracter union avec le *protonème* des Mousses, c'est-à-dire avec le système de filaments verts, issus des diodes en germination (voy. *Muscinées*).

On peut suivre la formation d'une semblable association en

semant des spores de Lichens (Parmélie,...) sur une culture pure de protonème de Funaire ou de Barbule. Les filaments grêles, issus des spores du Champignon, se mêlent à ceux beaucoup plus gros du protonème forment réseau autour d'eux et les enlacent bientôt entièrement ; mais cette association finit par être fatale au protonème.

Tout d'abord, les filaments verts résistent bien à l'irritation qu'ils éprouvent : çà et là, ils se renflent, isolent les portions renflées par une cloison et épaississent leurs membranes, tout en accroissant la masse de leur corps protoplasmique : ces corps ovoïdes sont des *kystes* ou *propagules*, qui assurent la permanence de la Mousse.

Mais, à la longue, le protonème se détruit, faute d'harmonie entre son milieu et celui du Champignon ; ce dernier, du reste, ne fructifie pas dans un semblable compromis. La vie symbiotique du début fait donc place ici à une véritable vie parasitaire, dans laquelle le Champignon devient l'être nuisant.

3. — Symbiose d'Algues et d'Animaux. — Un certain nombre d'Infusoires (Paramœcie, Stentor, Stylonychia) renferment dans leur masse protoplasmique des corpuscules verts, de $0^{mm}.003$ à $0^{mm}.010$ de diamètre, qui semblent au premier abord n'être que de simples chloroleucites, mais qui en réalité représentent autant d'Algues unicellulaires, dites *Zoochlorelles*. Ces corpuscules sont, en effet, pourvus d'une membrane cellulosique et d'un noyau, ainsi que de pyrénoïdes, entourés de granules amylacés.

On peut d'ailleurs les cultiver isolément. Pour cela, on écrase quelques Paramœcies sous la lamelle de verre, dans une goutte d'eau stérilisée : le protoplasme expulsé maintient l'adhérence entre la lamelle et le porte-objet. On fait ensuite passer dans leur intervalle une goutte d'une solution nutritive minérale, que l'on remplace au fur et à mesure qu'elle s'évapore. On peut de la sorte suivre au microscope la multiplication des *Zoochlorelles*.

Pendant un certain temps, l'association zoophytique est prospère. l'Algue fournissant à l'Infusoire l'oxygène, peut-être aussi certains principes organiques, et l'Infusoire de son côté cédant en échange à l'Algue son aliment. Plus tard, l'Algue périclite, se charge de gouttelettes brunâtres, et finit par disparaître plus ou moins complètement, digérée sans doute par l'Infusoire, qui se comporte dès lors en véritable

parasite. Cette action parasitaire est surtout rapide à l'obscurité, la vitalité de l'Algue y étant affaiblie, par suite de l'arrêt de la fonction chlorophyllienne : l'Algue, ne produisant plus alors d'oxygène, ne peut recevoir le gaz comburant que par l'intermédiaire de l'Infusoire, qui, lui aussi, en consomme.

L'entoderme de l'Hydre verte renferme pareillement des Zoochlorelles, cultivables dans de l'eau peptonisée.

Ajoutons que d'autres Algues vertes se rencontrent régulièrement dans les tissus de certaines plantes supérieures, mais sans qu'on puisse affirmer qu'il y ait réellement bénéfice réciproque pour les deux êtres associés, en un mot,

Fig. 815.

Fig. 816.

Fig. 815. — Nodosités de la racine de Myrica (*Myrica gale*), avec Mycorhizes (Brunchorst).

Fig. 816. — Section transversale d'une racine de Burmannie (Amaryllidée), avec Mycorhizes (*m*), en pelotons dans l'assise pilifère, ici non développée en poils, parce que l'absorption se fait en partie par les filaments (*p*) du Micorhize, développés au dehors de la racine ; *l*, lacunes corticales : *e*, endoderme ; *c*, cylindre central rudimentaire (Johow).

symbiose harmonique. C'est ainsi que des Nostocs (fig. 40) végètent normalement dans les racines des Cycadées, dans le rhizome des Gunnères, ainsi que dans les lacunes des feuilles de la Lemne ou Lentille d'eau et de l'Azolle (Hydroptéridée).

4. — Symbiose de Champignons et de racines. — Les racines de diverses plantes sont normalement envahies par des Champignons filamenteux, qui, tout en leur empruntant leurs aliments, peuvent leur venir en aide, en leur transmettant les sels minéraux, ainsi que les principes humiques du sol. Dans cet état d'association, ces Champignons ont reçu le nom de *Mycorhizes* (fig. 816 et 817).

Les uns se bornent à envelopper les racines du réseau de leurs filaments, les autres pénètrent dans l'intérieur même

des cellules corticales : les premiers, dits *Mycorhizes ectotrophiques*, sont fréquents chez les Cupulifères (Châtaignier, Chêne, Aulne), où ils occasionnent parfois, par pénétration dans l'écorce, la production de radicelles courtes et hypertrophiées nodosités de l'Aulne, du Myrica, fig. 815) ; les seconds ou *M. endotrophiques*, se rencontrent chez diverses Orchidées (Orchis, Listéra, Vanda, Vanille) et Ericacées.

Mycorhizes d'Orchidées. — Dans une racine de Listéra (*L. cordata*), par exemple, la pénétration du Champignon s'effectue au niveau de la région pilifère (fig. 817) : les filaments mycéliens traversent les poils

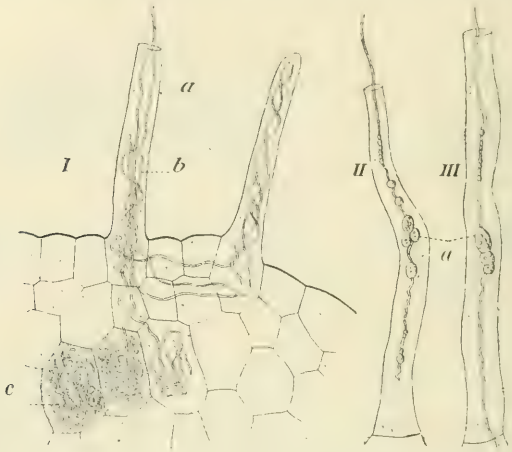


Fig. 817. — I, écorce du *Listera cordata* (Orchidée) ; *a*, poils absorbants, envahis par des Mycorhizes (*b*), pelotonnés plus bas dans les cellules corticales (*c*). — II, III, poils absorbants flétris avec kystes ou chlamydospores (*a*) (Chodat).

absorbants dans toute leur longueur, passent de là dans quelques-unes des assises sous-jacentes et forment, dans la cavité cellulaire même, des amas pelotonnés et serrés, contre lesquels se trouve adossé le noyau de la cellule envahie. Ce dernier ne tarde pas à s'hypertrophier par irritation et à devenir irrégulier.

Dans la racine de Vanille, ces pelotons fongiques communiquent les uns avec les autres par des filaments qui traversent les membranes ; à la longue, le contenu cellulaire entier, parasite, protoplasme et noyau, finit par former un amas indistinct, d'apparence amorphe (*mycoplasme*).

Plongées dans l'eau, ces racines envahies ne tardent pas à se couvrir d'un feutrage blanc de filaments, provenant du développement des pelotes corticales ; ces filaments donnent ensuite naissance à des spores conidiennes (fig. 817, II, III), dont le mode de formation rappelle celui du genre Nectria (Ascomycète). Dans ce cas, l'absorption de l'eau par la racine semble bien devoir être facilitée par la présence du Champignon. Mais ce développement extérieur du thalle ne se produit pas dans l'hu-

mus ; en sorte que le bénéfice que tire la racine de la présence du Champignon reste problématique.

Pourtant, chez d'autres espèces, les Mycorhizes développent leurs filaments extérieurement à la racine, même dans les conditions normales de la végétation, et ils subviennent si bien à la nutrition de leur symbiote que les cellules de l'assise pilifère ne se développent plus ou presque plus en poils (fig. 816).

Dans certaines espèces (*Orchis latifolia*), les pelotes mycéliennes perdent peu à peu leur contenu et se réduisent à l'état de squelettes informes, tandis que les cellules correspondantes de la racine demeurent actives la symbiose du début paraît alors se compliquer de *mycophagisme*.

Ailleurs, au contraire, l'action réciproque du Champignon et du protoplasme ambiant entraîne, non une digestion partielle du Champignon, mais simplement l'atrophie du contenu cellulaire tout entier.

On le voit, il est souvent difficile de délimiter l'action proprement symbiotique, ou même le simple équilibre des deux associés, de l'action parasitaire exercée par l'un d'entre eux.

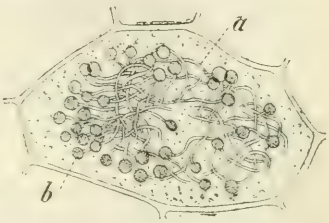


Fig. 818. — Cellule de parenchyme d'une nodosité de racine d'Aulne, renfermant un peloton de filaments (*a*) du genre *Frankia* (Mycorhize) ; *b*, sporanges, nés au bout de ces filaments (Brunchorst) (gr. : 500).

Spores. — Les *spores* du genre *Frankia* (fig. 818), Mycorhize endotrophique de l'Aulne, naissent, au nombre de 10 à 20, dans de petits sporanges arrondis (*b*), situés tout autour des pelotes mycéliennes corticales, à l'extrémité des filaments (*a*).

5. — Symbiose de Bactériacées et de racines. — Le Bacille radicicole ou Rhizobium des Légumineuses, doué du pouvoir d'assimiler l'azote libre de l'air, a été l'objet d'une étude antérieure spéciale (p. 601).

Remarquons seulement ici, à propos de ce symbiote, l'action fortement excitante qu'il exerce sur la nutrition des cellules au niveau de l'assise génératrice des radicelles, c'est-à-dire du péricycle. Sa présence donne lieu, en effet, non à un méristème radiculaire ordinaire, mais à un massif beaucoup plus considérable de cellules, bientôt bourrées des articles bactéroïdes irréguliers du Rhizobium (fig. 731, VI).

Ce massif ne se différencie pas moins, selon sa destinée normale, en une radicelle qui gagne le dehors. Seulement, sous l'action des Bactéroïdes, la radicelle reste courte, s'hypertrophie, en se ramifiant parfois, et constitue ainsi une *nodosité* (fig. 729). En outre, par suite du développement extrême des parenchymes, surtout au centre, siège principal des Bactéroïdes, le cylindre central unique des radicelles

normales s'y dédouble parfois en un certain nombre d'autres, situés à la périphérie du parenchyme central (fig. 731, V, *h*) : les nodosités peuvent être, en d'autres termes, *polystéliques*.

Après une certaine durée de vie symbiotique, pendant laquelle la racine subvient aux besoins des Bactéroïdes, comme ceux-ci transmettent à la Légumineuse les produits de l'assimilation de l'azote libre, les Bactéroïdes dépérissent, peut-être par l'effet de leurs propres sécrétions ; finalement, ils sont résorbés par les cellules de la Légumineuse, constituant de la sorte à la plante un dernier apport d'aliment.

6. — Symbiose de Bactéries et de Champignons : ferments symbiotes. — Certaines fermentations (voy. *Thallophytes*) sont dues à la coexistence d'une Bactériacée et d'une Levure. Telles sont celles qui donnent lieu au *kéfir* et au *koumiss*, boissons alcooliques et acidules.

1° Kéfir. — Le *kéfir* est une boisson gazeuse, communément consommée dans les parties montagneuses du Caucase. On l'obtient en additionnant le lait de Vache d'une petite quantité d'un produit pâteux jaunâtre, qui n'est autre qu'un amas des deux ferments, noyés dans une substance unissante de consistance gélatineuse (fig. 819, *d*) : ce produit se conserve à l'état desséché, et c'est sous la forme de masses dures et cassantes qu'il est livré à l'industrie, en vue de la fabrication du kéfir.

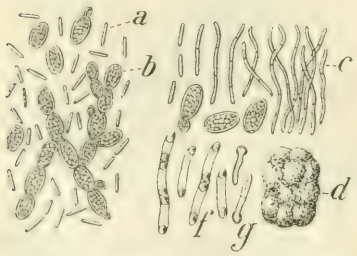


Fig. 819. — Ferments du képhir. — *a*, Bacille *Dispora Caucasica* ; *b*, Levure ; *c*, forme filamenteuse du Bacille ; *d*, amas gélatineux des deux ferments ; *f*, formation des spores (2 par cellule) ; *g*, germination (Kern).

La fermentation s'effectue activement à une température d'environ 20 degrés ; on agite de temps à autre le liquide.

En même temps que de l'*anhydride carbonique* se dégage, le *sucre de lait* disparaît partiellement et est remplacé par de l'*alcool* et de l'*acide lactique*.

Après un ou deux jours de fermentation, on décante le liquide trouble ; on le passe au travers d'un linge, et on laisse l'action se continuer encore quelques jours en bouteille, si l'on veut obtenir une plus forte teneur en alcool. Il reste au fond du récipient une masse notablement accrue des deux ferments symbiotes, que l'on conserve en vue d'une nouvelle opération.

Au microscope (fig. 819), on voit, dans ce dépôt, des cellules ovoïdes d'une Levure (*b*) et des bâtonnets courts ou des filaments enchevêtrés d'une Bactériacée (*a*, *c*). Il est bien probable que la Levure produit ici, comme à l'ordinaire, l'alcool et l'anhydride carbonique, et le Bacille, l'acide lactique. Ce qui est certain, c'est que la Levure sécrète un prin-

cipe diastasique, la *lactase* (p. 91), capable de transformer le lactose en deux glucoses (dextrose et galactose), condition préalable de la fermentation alcoolique.

La substance gélatineuse qui agglutine les deux organismes est sécrétée par la Bactérie ; celle-ci forme ses spores, d'ordinaire au nombre de deux, situées aux extrémités de chaque cellule (*f*), quand le liquide vient à manquer.

On conçoit d'autant mieux cette association symbiotique d'une Levure et d'une Bactériacée, que l'acide lactique élaboré par cette dernière est favorable à la multiplication des Levures ; de plus, ce même acide étouffe les germes putréfiants, ainsi que le ferment acétique, qui, lui, se développerait au contact de la Levure seule et exercerait une action très nuisible.

Par contre, l'avantage que tire le Bacille lactique dans l'association apparaît moins clairement ; cependant, il végète plus vigoureusement et devient plus gros au contact de la Levure, qui, par suite, bien probablement, lui fournit des aliments.

2° **Koumiss.** — Le *koumiss*, préparé de tout temps comme boisson usuelle dans le sud-est de la Sibérie et dans l'Asie centrale, maintenant aussi en Europe, où il intervient parfois en thérapeutique, s'obtient avec le lait de Jument. On verse simplement dans ce lait du koumiss ancien, qui donne les ferments, et l'on agite le mélange de temps en temps, comme pour le kéfir.

Les transformations qu'éprouve le lait sont du reste les mêmes ; mais les ferments actifs, probablement deux symbiotes aussi, n'ont encore été jusqu'ici que peu étudiés.

3° **Bière de Gingembre, etc.** — Citons encore, comme produits fermentés, dus à l'action combinée d'une Levure et d'une Bactérie : la bière de Gingembre ; certains fromages (fr. d'Edam : Levure et Bacille lactique) ; la pâte à pain (*id.*) ; les fourrages verts et le Maïs ensilé, aigris.

Fermentations métabiotiques. — Il ne faut pas confondre les associations précédentes, essentiellement utiles aux deux êtres associés, quoique inégalement, avec celles qui ne se réalisent que par suite du mode d'action, préalable et indépendant, de l'un des deux organismes associés.

Ainsi, une Levure, qui végète seule dans une solution nutritive sucrée et y élabore, aux dépens du sucre, de l'alcool, qui reste dans la liqueur, rend par là même le milieu de moins en moins favorable à son activité comme ferment, tandis qu'il se prête au développement du Micrococque du vinaigre, ou ferment acétique, qui a pour propriété d'oxyder l'alcool. Or, ce dernier organisme, en produisant de l'acide acétique, finit par avoir raison de la Levure, pour laquelle en effet cet acide est toxique.

Dans ce cas, les deux êtres qui se trouvent en présence ne vivent pas en symbiose ; on a affaire simplement à deux fermentations successives, unies l'une à l'autre par une période de fermentation mixte, en un mot, à une *métabiose*, et le second organisme métabiotique se comporte en définitive comme un parasite, comme un antibiote, vis-à-vis du premier.

Il n'est pas impossible que certains liquides fermentés, tout en étant élaborés essentiellement par un organisme déterminé, n'acquièrent toute leur valeur alimentaire que si un ou plusieurs autres lui succèdent au cours de la fermentation.

CHAPITRE III

DISSOCIATION

Définition. — Primitivement continu, le corps de la plante peut être amené, non plus à s'associer, mais à *se dissocier*, au cours de son développement normal, en un plus ou moins grand nombre de tronçons, capables de grandir et même de se différencier en autant d'individus complets.

La *dissociation* est dite *totale*, lorsque toutes les cellules du corps s'isolent les unes des autres, comme il arrive d'ordinaire pour les Bactériacées (p. 51) ; *partielle*, lorsque ce sont seulement certaines cellules ou certains groupes de cellules qui se séparent (spores, propagules des Mousses, sorédies de Lichens, fig. 811 ; diodes,...).

Multiplication; etc. — Parmi les phénomènes biologiques basés sur la dissociation, on peut citer : le *bouturage* et le *marcottage*, naturels ou artificiels, grâce auxquels certaines espèces végétales se multiplient si rapidement (p. 465) ; la production des spores et des diodes, en particulier des grains de pollen ou microdiodes, par gélification de la lame moyenne des membranes, dans des parenchymes à cellules primitivement polyédriques.

Rappelons en outre, la chute automnale des feuilles (p. 366), dans laquelle la gélification est accompagnée de la subérification des assises cellulaires adjacentes; la séparation des graines d'avec le fruit par un mécanisme analogue : etc.

La dissociation du corps intervient surtout, on le voit, dans la *multiplication* et dans la *reproduction* de la plante.

SEPTIÈME PARTIE

LE MOUVEMENT

Irritabilité et motilité. — Comme l'animal, la plante est *irritable*, c'est-à-dire impressionnable par les excitants extérieurs, et capable de réagir aux excitations, non seulement par une variation de forme ou de structure (p. 373), mais encore par des *mouvements*. Elle est, en d'autres termes, douée d'*irritabilité* et de *motilité*.

Divers types de mouvement. — Les *mouvements* des végétaux sont, tantôt purement intérieurs, tantôt à la fois intérieurs et extérieurs.

Les premiers, dits *mouvements intracellulaires*, siègent dans le protoplasme et existent par suite chez toutes les plantes. Les seconds, au contraire, comportent en outre une véritable *locomotion*, qui intéresse, soit le corps entier (*locomotion totale*), soit seulement certaines portions (*locomotion partielle*).

Il faut bien distinguer ces *mouvements proprement dits*, qui témoignent directement de l'état de vie du protoplasme, de ceux qui sont simplement *liés à la croissance*, comme les courbures géotropiques et phototropiques de la racine et de la tige (p. 428), ou même seulement *à l'imbibition* ou au *dessèchement du corps*, comme les mouvements de l'Anastatice ou Rose de Jéricho (p. 747).

CHAPITRE PREMIER

LE MOUVEMENT PROPREMENT DIT

Considérons successivement : 1° les *mouvements intérieurs* des végétaux ; 2° la *locomotion* de la plante.

I. — MOUVEMENT INTRACELLULAIRE

Ses caractères. — On a déjà vu (p. 38) que le réseau protoplasmique de toute cellule vivante est le siège de mouvements, dont l'activité varie avec la température et la composition des sucs qui l'environnent et l'imbibent.

Ces mouvements (fig. 820) consistent en déplacements des microsomes ou granulations élémentaires, et même des mailles plasmiques du réseau hyalin qui les renferme.

C'est d'abord une *circulation* confuse des granulations au sein des bandelettes protoplasmiques, tantôt dans un sens, tantôt dans le sens contraire : après quoi, survient la *rotation* de la couche plasmique périphérique, assez active parfois (Elodée) pour entraîner les corps chlorophylliens et même le noyau. Ces mouvements cessent en l'absence d'oxygène.

Ni le noyau, ni les corps chlorophylliens ne sont doués de locomotion propre. Quand ces organites se déplacent, c'est qu'ils sont simplement entraînés par le protoplasme ambiant, dont ils font dès lors mieux ressortir le mouvement.

L'*influence de la lumière* sur les mouvements protoplasmiques est purement directrice (p. 750).

Indirectement, surtout par ses radiations violettes, elle provoque une remarquable orientation des corps chlorophylliens (p. 62) : ceux-ci se disposent, en effet, *face* à la lumière incidente (fig. 86, *a*), toutes les fois qu'elle n'est pas trop intense, et *de profil* (*b*), dès qu'elle exerce sur leur substance une action décomposante. De là, la teinte verte plus intense

de la face supérieure des feuilles exposée à la pleine lumière du jour, par rapport à ces mêmes feuilles placées à l'ombre ou à l'obscurité.

Le mouvement intracellulaire ne doit pas être considéré comme une fonction purement intrinsèque, liée seulement à la nature du protoplasme, et indépendante du milieu ambiant ; il résulte, au contraire, comme tout autre mouvement, des excitations qu'éprouve la substance vivante de la part du milieu ambiant, et plus particulièrement de la radiation, de l'oxygène et du suc cellulaire.

Le sectionnement d'une plante en coupes, destinées à l'observation microscopique, peut faire apparaître le mouvement dans un tissu où le protoplasme se trouvait momentanément au repos (p. 39). Il est probable que, dans ce cas, la mise en jeu des mouvements résulte de l'action sur le protoplasme de substances irritantes, qui jusque-là étaient restées incluses dans les vésicules à suc cellulaire.

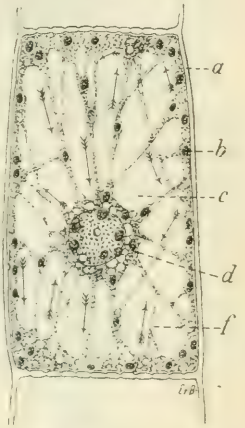


Fig. 820. — Cellule d'un poil de Courge. — *a*, membrane ; *b*, couche protoplasmique pariétale avec chloroleucites ; *c*, suc cellulaire ; *d*, noyau entouré de protoplasme finement vacuolaire ; *f*, bandelettes protoplasmiques (les flèches indiquent le sens du mouvement des granulations protoplasmiques) (gr. : 700).

II. — MOUVEMENT DE LOCOMOTION

En règle générale, c'est la présence d'une *membrane rigide de cellulose*, qui s'oppose au déplacement externe du protoplasme qu'elle enveloppe. On doit donc s'attendre à observer une locomotion chez toutes les plantes, ou portions de plantes, dépourvues de membranes cellulosiques au moment considéré ; c'est en effet ce qui a lieu.

Mais on doit remarquer dès maintenant qu'il ne manque pas de plantes à cellules normalement constituées, c'est-à-dire entourées de cellulose, qui exécutent, elles aussi, grâce à la souplesse de leurs membranes, des mouvements de locomotion des plus nets.

Etudions donc successivement : 1° la locomotion des protoplasmes libres ; 2° celle des protoplasmes inclus dans des membranes cellulosiques.

1. — Locomotion des protoplasmes libres. — Ce genre de mouvement s'observe à peu près exclusivement chez

les plantes cryptogames, et il est exécuté, tantôt par la plante entière (Myxomycètes), tantôt seulement par les corpuscules reproducteurs (zoospores ou gamètes). Dans le premier cas, la locomotion, qualifiée d'*amiboïde*, consiste en une reptation; dans le second, le mouvement est d'ordinaire localisé dans de petits prolongements protoplasmiques hyalins, les *cils vibratiles*, et la locomotion est dite *ciliaire*.

Les Myxomycètes offrent, on va le voir, l'un et l'autre de ces mouvements, selon le moment du développement auquel on considère ces Champignons.

1° **Mouvement amiboïde.** — *a Myxomycètes.* — On sait déjà (p. 40) qu'à l'état adulte, le plasmode réticulé d'un Myxomycète en activité (fig. 821), comme par exemple le

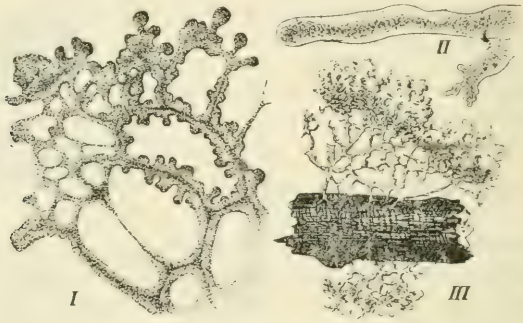


Fig. 821 à 823. — I, plasmode de Didyme (*Didymium leucopus*). — II, rameau isolé (protoplasme plus dense au centre (gr. : 150). — III, la plante entière sur bois mort (grand. nat.).

Fuligo de la tannée (*Fuligo septica*), souvent large comme la main, ou le Didyme du bois mort, émet des prolongements, soit vers l'extérieur, soit dans la cavité des mailles, ce qui change à tout instant la forme du corps.

Lorsque les poussées extérieures se produisent en prédominance dans une direction donnée, et que du côté opposé la masse protoplasmique se rétracte, il en résulte une translation totale du corps, grâce à laquelle le réseau entier peut s'élever, comme en grimpant, le long d'un obstacle.

Tel est le *mouvement amiboïde*, observé depuis longtemps chez les Amibes, Protozoaires unicellulaires microscopiques.

Au moment de la fructification, le plasmode des Myxomycètes se concentre, à la surface de son support (bois

mort.... en un ou plusieurs sporanges sessiles, ou pédonculés (fig. 824 *d*) ; dans le genre Arcyrie, par exemple, les sporanges, hauts de quelques millimètres, sont ovoïdes et rouges. A la maturité, ils renferment de nombreuses *spores* arrondies, pourvues chacune d'une *enveloppe cellulosique* et disséminées dans les mailles d'un réseau filamenteux ou *capillitium* (*c*) ; ce dernier, en se distendant à la maturité par suite de la dessiccation, provoque la déhiscence et assure la dissémination des spores (*a*).

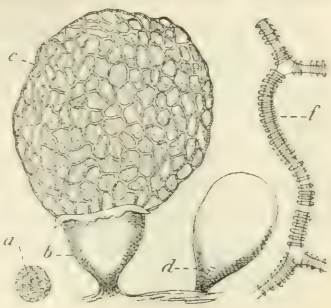


Fig. 824. — Arcyrie (*Arcyria incarnata*, Myxomycètes). — *d*, sporange mûr (gr. : 20) ; *b*, le même ouvert ; *c*, capillitium ; *f*, filament de ce dernier grossi ; *a*, spore, à exine verruqueuse (de Bary).

En présence de l'eau, les spores, que leur membrane de cellulose rend immobiles, émettent, par une plage mince ou pore germinatif de leur membrane, la masse incluse de protoplasme, pourvue d'un petit noyau (fig. 825, *f*) ; bientôt cette masse s'allonge d'un côté en un *cil vibratile* (*g*).

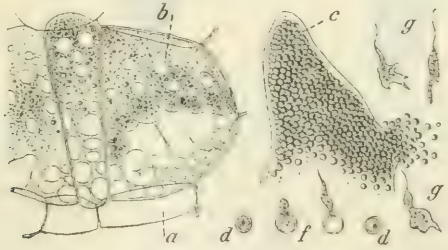


Fig. 825. — *a*, parenchyme d'une *hernie* de racine de Chou ; *b*, plasmodes inclus du Plasmodiophore (*Plasmodiophora Brassicæ*) (gr. : 350) ; *c*, amas de spores dans la cellule (gr. : 100) ; *d*, spore isolée ; *f*, germination ; *g*, myxamibe, avec vacuole pulsatile, nageant dans l'eau avec son cil vibratile, puis reproduisant la maladie (fig. 797) (Woronin).

La *zoospore* ainsi constituée ne se meut pas seulement par contraction générale de sa substance ; le cil décrit, en outre, un mouvement conique, par l'effet duquel la zoospore entière tourne sur elle-même autour de son axe.

Cette période de locomotion mixte n'est pas de longue durée. Le cil disparaît bientôt, ce qui réduit la zoospore à

un simple *myxamibe* ; après quoi, tous les myxamibes s'unissent les uns aux autres, par reptation, pour constituer en définitive un nouveau plasmode adulte.

b Chytridiacées. — Certaines Chytridiacées, Champignons parasites voisins des précédents, passent comme eux la majeure partie de leur existence à l'état de plasmode, doué de locomobilité.

Tel est notamment le genre Plasmodiophore (fig. 825, *b*), qui occasionne la maladie, dite *hernie*, de la racine du Chou du Navet, ainsi que la *brunissure* de la Vigne (p. 687).

Les Chytridiacées produisent aussi des zoospores monociliées au cours de leur évolution (voy. p. 721).

2° **Mouvement ciliaire.** — Le mouvement ciliaire caractérise les zoospores, ainsi que les gamètes ou éléments sexuels.

Fig. 826. — *a-f*, divers types de zoospores ; *a*, de Physarum (Myxomycète) ; *b* à *f*, zoospores d'Algues ; *b*, de Monostrome (en noir, partie verte et point rouge ; bec blanc) ; *c*, d'Ulothrix ; *d*, d'Œdogone ; *f*, de Vauchérie (gr. : 150). — *g*, gamètes ciliés inégaux de la Cutlérie ; à gauche, gamète femelle ou oosphère ; à droite, gamète mâle ou anthérozoïde, plus petit.

que l'on rencontre dans de nombreuses Algues et dans divers Champignons ; les gamètes mâles ou *anthérozoïdes* des Muscinées et des Cryptogames vasculaires en sont également doués.

Ces organites se déplacent, tantôt en direction sensiblement rectiligne, et alors uniformément ou par saccades ; tantôt en tournant autour de leur axe et en se vissant en quelque sorte dans le liquide qui les baigne ; parfois, leur mouvement est irrégulier.

a) Zoospores. — Les zoospores peuvent n'avoir *qu'un seul cil* (fig. 826, *a*), comme dans le genre Botryde, Algue verte,

et chez les Chytridiacées, Champignons parasites (p. 687), uniquement protoplasmiques.

Dans ce dernier groupe, le cil (fig. 798, *g*) est dirigé en arrière pendant la locomotion et animé de contractions brusques, qui donnent au mouvement une allure saccadée. Lorsque ces zoospores sont arrivées à l'intérieur de la plante hospitalière, elles perdent leur cil et se développent chacune en un sporange ou un zoosporange, d'où s'échappent à la maturité de nouvelles zoospores, et ainsi de suite.

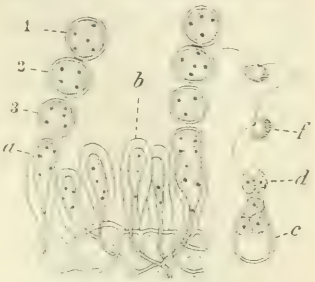


Fig. 827. — Cystope blanc, parasite du Chou. — 1, 2, 3, chaînette de conidies, nées de l'extrémité renflée (*a*) d'un filament du thalle, sortant de l'épiderme ; *b*, conidiophore jeune ; on voit les noyaux ; *c*, germination d'une conidie en zoosporange ; *d*, sortie des zoospores ; *f*, zoospores libres, reconstituant un thalle (Dangeard).

Dans le genre Monoblépharis (fig. 828, *a*), sorte de Moisissure qui vit dans les substances organiques submergées en décomposition (Insectes....), le cil, long et droit, est de même postérieur, et ses mouvements sont analogues aux précédents. Il existe, du reste, chez les anthérozoïdes de ces Champignons oomy-

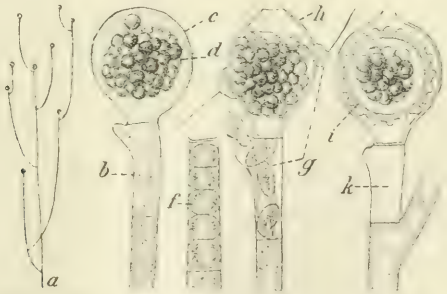


Fig. 828. — *a*, Monoblépharis (*Monoblepharis sphærica*), plante entière, portant des oogones ; *b*, anthéridie jeune ; *f*, *id.*, avec 5 anthérozoïdes ; *g*, sortie des anthérozoïdes, à cil unique postérieur ; *h*, anthéridie vide ; *c*, oogone ; *d*, oosphère granuleuse ; *h*, orifice ; *i*, œuf verruqueux (gr. : 700) (Cornu).

cètes (*g*), comme chez les zoospores ; ces dernières, de même forme triangulaire, sont sensiblement plus grosses.

Plus fréquemment, les zoospores portent *deux cils vibratiles* (fig. 826, *b*), sortes de rames insérées au même point, généra-

lement à l'extrémité antérieure amincie du corps, par exemple chez les Saprolègnes (Champignons) et chez les Coléochètes (Algues, fig. 199, *h*).

Chez les Algues, il n'est pas rare de rencontrer des zoospores à *quatre cils* (Chétophore, Ulve, Ulothrix, fig. 826, *c*), ou munies d'une *couronne de cils*, toujours à l'extrémité antérieure (Œdogone, *d*) ; parfois même, le corps entier est cilié (*f*), comme dans la grosse et unique zoospore verte, qui s'échappe

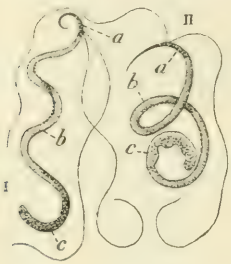


Fig. 829.

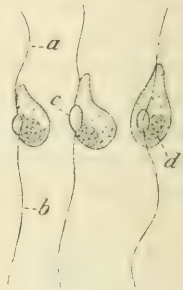


Fig. 830.

Fig. 829. — I, anthérozoïde de *Chara fœtida*. — II, de *Nitella flexilis*. — *b*, portion d'origine nucléaire ; *c*, portion d'origine protoplasmique ; *a*, *id.*, avec les deux cils vibratiles (gr. : 800) (Belayeff).

Fig. 830. — Anthérozoïdes du *Fucus serratus*. — *a*, cil antérieur ; *b*, cil postérieur ; *c*, éminence rouge, portant les cils ; *d*, noyau (gr. : 800) (Guignard).

de l'extrémité d'un tube de Vauchérie (voy. *Thallophytes*).

Les cils peuvent aussi être insérés *latéralement* (fig. 827, *f*), et alors dirigés l'un en avant, l'autre en arrière, comme dans le Cystope et le Phytophthore (fig. 793, *c*), parasites le premier du Chou, le second de la Pomme de terre. Dans la Laminaire et dans les autres Algues brunes, les cils sont insérés en face d'un point rouge (point oculiforme) et font office, l'antérieur de rame, l'autre de gouvernail.

b) *Gamètes*. — *Les gamètes ciliés* mâles et femelles, morphologiquement non différenciés, que produisent de nombreuses Algues (Botryde, Cladophore, Ulve), en même temps que des zoospores, dont ils offrent d'ailleurs la forme générale, sont destinés, on le sait, à se fusionner deux à deux pour constituer un œuf (fig. 869). Isolément, ils sont incapables de développement.

Ces gamètes portent d'ordinaire deux cils seulement, grâce auxquels ils nagent dans l'eau ambiante, puis se rencontrent et s'unissent. Exceptionnellement, ils sont de taille inégale.

le plus gros représentant alors une oosphère, et l'autre un anthérozoïde (Cutlérie, fig. 826, *g*).

Quant la fusion des deux gamètes est effectuée, l'œuf résultant peut se mouvoir encore pendant quelque temps avec ses quatre cils (fig. 869, *c*) : après quoi, il se fixe, perd ses appendices et s'entoure de cellulose.

La distinction entre les zoospores et les gamètes est facilitée dans certaines espèces par une différence de taille ou par le nombre de cils. Ainsi, chez les Ulves, les zoospores sont munies de quatre cils, tandis que les gamètes n'en portent que deux.

Il arrive, et c'est exclusivement le cas chez les Cryptogames vasculaires et les Muscinées, que le gamète mâle seul soit doué du mouvement ciliaire, tandis que le gamète femelle reste immobile ; on désigne alors le premier du nom *d'anthérozoïde* (fig. 828, *g*), le second de celui *d'oosphère* (*d*).

Les anthérozoïdes des Monoblépharis (Champignons) sont triangulaires et monociliés (fig. 828) ; ceux des Characées (Algues) sont spiralés (fig. 829) et pourvus à leur extrémité antérieure de deux longs cils vibratiles, grâce auxquels ils s'avancent dans l'eau, en tournant autour de leur axe. Ceux des Fucus (fig. 830 et 865) les portent latéralement, et l'un des cils (*a*) est dirigé en avant (*rame*), l'autre (*b*) en arrière (*gouvernail*). Les anthérozoïdes des Hépatiques et des Mousses (fig. 864) offrent la même conformation que ceux des Characées ; ceux des Fougères (fig. 863) portent à leur extrémité amincie, enroulée en tire-bouchon, une touffe de cils (voy. *Fougères*).

2. — Locomotion des plantes à membranes cellulosiques. — Il s'agit ici de plantes, non plus seulement protoplasmiques, entourées d'une simple membrane albuminoïde, comme les Myxomycètes et les Chytridiacées, mais de plantes à membranes cellulosiques, plus ou moins souples, selon leur nature et leur degré d'incrustation. De semblables plantes mobiles peuvent être continues ou cloisonnées.

Chez les unes, le corps entier se met en mouvement, soit par *contractilité générale*, soit par *contractilité ciliaire*.

Chez les autres, c'est une partie seulement du corps qui est douée de motilité, tandis que l'autre partie reste fixe : cette *locomotion partielle* caractérise plus spécialement les organes mobiles des végétaux supérieurs (feuilles, fleurs).

1° Locomotion totale par contractilité générale. — On observe ce mode chez diverses Algues.

a) *Bactériacées.* — Un grand nombre de Bactériacées (Bacille virgule du choléra; Spirille, fig. 831), qu'elles soient cloisonnées ou réduites par dissociation à l'état d'éléments unicellulaires, sont douées d'une remarquable agilité.

Fig. 831. — Colonie de Spirilles (*Spirillum tenue*) (gr. : 1 000).

Les unes (Bactéries, Bacilles) se montrent simplement animées d'un mouvement d'oscillation sur place, dans le liquide qui les renferme; d'autres, comme la Bactérie terme, traversent en tous sens le champ du microscope, d'un mouvement oscillatoire, si elles sont courtes, ondulatoire, si elles sont filamenteuses.

Lorsqu'on examine cette dernière espèce dans le voile qui, à la longue, couvre la surface des eaux corrompues, abandonnées à elles-mêmes (fig. 832), le mouvement n'a pas lieu, parce que les filaments qu'y forme la Bactérie sont serrés les uns contre les autres et reliés entre eux par le revêtement gélatineux de leur membrane; mais il suffit de délayer dans l'eau une parcelle de la colonie (fig. 833), pour les voir s'animer, surtout après la dissociation des filaments.

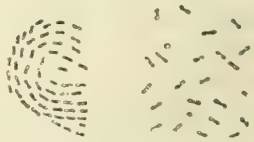


Fig. 832. Fig. 833.

Fig. 832. — Bactérie Terme (*Bacterium Termo*) en chaînettes, dans un voile superficiel.

Fig. 833. — La même, à l'état dissocié et mobile, et en voie de multiplication (gr. : 1 000).

Il faut remarquer ici qu'au moment où les cellules d'un filament, jusque-là continu, se dissocient, par gélification de la lamelle moyenne des cloisons transverses, elles entraînent parfois après elles, au moment de se séparer, un filament gélatineux inerte (voy. *Bactériacées*), qui rappelle un cil vibratile. Toutefois, de véritables cils, très délicats, couvrent le corps entier de certaines espèces (fig. 835) et interviennent, comme le corps lui-même, dans le mouvement.

Les Bactériacées les plus remarquables par leur motilité sont les Spirilles et les Spirochètes (S. de la fièvre récurrente). Ces deux genres (fig. 831 et 834, *b*) s'avancent d'un mouve-

ment ondulatoire serpentiforme, ou encore d'un mouvement rotatif, en se vissant dans le liquide ambiant.

Les Microcoques, qui sont formés de petites cellules arrondies (fig. 803), sont au contraire immobiles ; il en est de même du Leptotriche (fig. 834, *a*), forme plus épaisse et très allongée, que l'on rencontre toujours, accompagnée de Spirilles (*b*) et de Microcoques (*c*), dans la salive.

b) *Cyanophycées.* — Ces Algues simples, d'un vert bleuâtre, voisines des Bactériacées, mais de plus grande taille, permettent d'observer directement le mouvement de contractilité générale, sans le secours du microscope. Dans les Oscillaires, par exemple, qui forment dans les étangs des amas filamenteux d'un vert bleuâtre, l'extrémité des filaments adultes (fig. 90) décrit lentement un mouvement elliptique, ou, s'ils sont encore en voie d'allongement, un mouvement hélicoïdal. Et il suffit

Fig. 834.

Fig. 835.

Fig. 834. — Bactériacées de la salive. — *a*, filaments de Leptotriche (*Leptothrix buccalis*) ; *b*, Spirilles ; *c*, amas de Microcoques ; *d*, cellules épithéliales détachées (gr. : 500).

Fig. 835. — Cils vibratiles des Bactériacées. — *a*, Spirille (*Spirillum undula*) ; *b*, chaînette de Bacilles (*Bacillus subtilis*) et Bacille isolé (gr. : 1 500) (Fischer).

d'abandonner ces Algues dans un cristallisoir rempli d'eau, en face d'une fenêtre, pour les voir toutes émigrer contre la face du récipient directement exposée à la lumière du jour, et là continuer leur mouvement oscillatoire.

c) *Desmidiées.* — Les Desmidiées, de la famille des Conjuguées, offrent, comme les formes précédentes, des mouvements de locomotion. Ces Algues vertes, ordinairement microscopiques, vivent dans les eaux stagnantes, presque toujours à l'état dissocié, et ce sont leurs cellules libres qui sont douées du mouvement de contractilité générale.

La lumière exerce sur leurs mouvements une action directrice fort nette. Les Clostéries, par exemple (fig. 836), soumises à une radiation unilatérale de moyenne intensité, se dirigent peu à peu vers la lumière par une série de renversements ou culbutes (fig. 837), observables à la loupe ou même à l'œil nu; car certaines espèces atteignent un et deux millimètres.

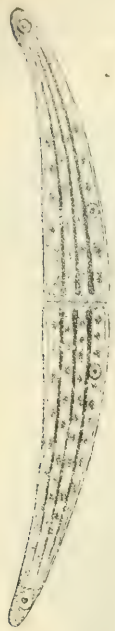


Fig. 836. — Clostérie (Algue unicellulaire) (gr. : 200). On voit les lames chlorophylliennes de profil et les vésicules terminales avec cristaux de gypse.

Quand le faisceau lumineux est dirigé de bas en haut au travers du cristallisoir, le mouvement des Clostéries situées sur son parcours se borne à des renversements sur place, séparés les uns des autres par des intervalles de repos; la durée de ces périodes de repos varie avec l'intensité de la lumière, mais ne dépasse pas d'ordinaire quelques minutes.

d) *Diatomées.* — Il n'y a pas jusqu'aux Diatomées (fig. 52, I), autres Algues microscopiques d'eau douce, fort répandues, mais de teinte brune, qui ne soient capables de locomotion, malgré l'incrustation siliceuse de leur membrane.

Par le cloisonnement transverse d'une cellule originelle (fig. 52, III), des piles de cellules aplaties, de contour variable selon les espèces (I), se constituent; après quoi, la dissociation s'opère par gélification, et les cellules s'éloignent lentement les unes des autres, suivant une direction perpendiculaire à l'axe du filament dont elles proviennent.

2° Locomotion totale ciliaire. — La locomotion totale ciliaire, souvent très active, est fréquente chez les Algues normalement unicellulaires; mais ici, le mouvement, au lieu d'être éphémère, comme chez les zoospores et les anthérozoïdes, s'effectue à toute époque de la vie active de la plante.

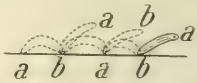


Fig. 837. — Culbutes des Clostéries; les lettres *a* et *b* indiquent partout les mêmes extrémités du corps (gr. : 6).

a) Il y a lieu de citer d'abord diverses Palmellacées, notamment les *Euglènes* (fig. 842). L'unique cellule, parsemée de chloroleucites et marquée d'un point rouge (*b*), qui constitue cet organisme, est terminée à l'une de ses extrémités par un long cil protoplasmique (*a*); la membrane est cellulosique.

Outre les mouvements flagelliformes du cil, on remarque, chez les Euglènes, une singulière contraction du corps tout entier, une sorte de mouvement péristaltique, qui se propage en ondulation d'un bout du corps à l'autre : ce second mouvement a été qualifié de *mouvement métabolique*.

Quelques autres Palmellacées, voisines des Euglènes, le présentent aussi, concurremment avec le mouvement ciliaire.

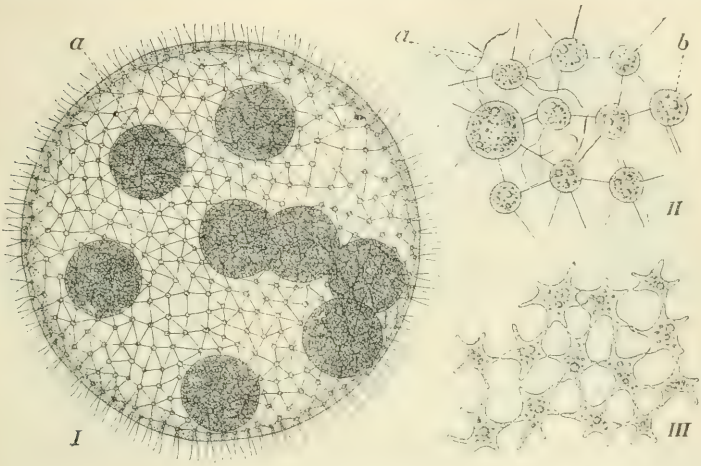


Fig. 838 à 840. — I, cénobe creux sphérique et mobile de Volvoce (*Volvox aureus*), renfermant 8 jeunes colonies (*a*), nées asexuellement d'autant de cellules de la colonie ancienne. Les deux cils de chaque cellule ne sont apparents que sur le côté (gr. : 450). — II, portion d'un réseau de la même espèce ; *a*, cils vibratiles (non visibles à droite) ; *b*, cellules de la colonie, unies entre elles en réseau. La grosse cellule est destinée à donner un anthéridie ou organe mâle de la reproduction sexuée ; les autres sont purement végétatives (gr. : 500). — III, portion d'une jeune colonie, formée récemment par union de zoospores (gr. : 500) (Klein).

b) Un grand nombre de *Cénobiées* sont de même douées de locomotion ciliaire à un haut degré.

Chez ces Algues, le thalle se constitue par association de cellules primitivement libres, qui sont munies chacune, dans les espèces mobiles, de deux cils vibratiles : ces cellules se disposent, tantôt en forme de disque plan (Gone pectoral, fig. 841), tantôt en sphère creuse (Volvoce, fig. 838, Pandorine), etc.

Dans le Gone, par exemple, que l'on rencontre dans les eaux stagnantes, la lame verte comprend ordinairement 8 ou 16 cellules (fig. 841), dont les cils protoplasmiques, traversant la membrane de cellulose, sont tous dirigés du même côté.

Tantôt ce petit organisme parcourt en ligne droite le champ

du microscope d'une extrémité à l'autre, la lame se tenant horizontale ; tantôt il décrit une ligne ondulée.

Chez les Volvoces, au contraire, l'association ou *cénobe*, de forme sphérique (fig. 838), toute hérissée de cils, dirigés radialement dans le prolongement des rayons, tourne rapidement sur elle-même, comme automatiquement.

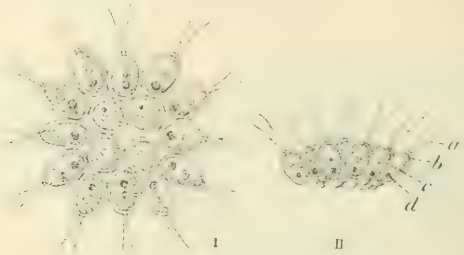


Fig. 841. — Gone pectoral (*Gonium pectorale*). — I, le cénobe vu de face. — II, de profil ; *a*, cils vibratiles ; *b*, vésicule pulsatile ; *c*, noyau ; *d*, pyrénoïde (gr. : 100) (Stein).

Rien, dans ces mouvements, pourtant actifs, de plantes entières ne trahit même un rudiment de volonté.

3° Locomotion partielle du corps : mouvements des feuilles et des fleurs. — Considérons maintenant les mouvements les plus facilement observables, ceux qu'accomplissent de nombreuses feuilles ou fleurs. Ils ne se produisent, en règle générale, que lorsque ces organes ont *achevé leur croissance*.

Renflements moteurs des feuilles. — Les feuilles mobiles sont presque toujours composées, et la faculté de mouvement réside spécialement dans les bases renflées du pétiole principal et des pétioles secondaires ou des folioles, dans ce que l'on nomme les *renflements moteurs*.

Les Légumineuses en offrent de nombreux exemples. Dans les feuilles du Haricot, par exemple, les renflements moteurs sont très apparents (fig. 849), tant à la jonction des trois folioles avec le pétiole principal (*b*, *c*), qu'à la base de ce dernier (*a*).

Dans les feuilles pennées de la Sensitive (fig. 848), ils existent non seulement à la base des folioles (*c*), mais encore à la jonction de chaque pétiole secondaire avec le pétiole principal, ainsi qu'à l'insertion de ce dernier sur la tige (*a*).

Toutefois, les feuilles peuvent être douées de motilité, bien

que dépourvues de renflements moteurs, comme par exemple chez diverses Solanées (Tabac), Composées, Chénopodées, dans la Balsamine (*Impatiens*). Mais ces feuilles sans renflements moteurs n'accomplissent leurs mouvements, contrairement aux précédentes, que tant qu'elles sont en voie de croissance : leur sensibilité augmente, à mesure que se fait l'épanouissement des bourgeons, passe par un maximum, puis

Fig. 842.

Fig. 842 *bis*.

Fig. 842. — I, Euglène verte : *a*, cil locomoteur ; *b*, point rouge ; *c*, vésicule contractile ; *d*, paramylon ; *f*, chloroleucite étoilé avec pyrénoïde ; *g*, noyau. — II, E, lente ; *d*, paramylon ; *f*, nombreux chloroleucites (gr. : 600) (Stein).

Fig. 842 *bis*. — Oxalide (*Oxalis stricta*) ; *a*, feuille à l'état de sommeil (gr. nat.).

diminue, et s'annule, lorsque le développement est achevé.

Divers types de mouvements. — Les mouvements des feuilles sont de trois ordres :

1° Les uns ne dépendent que d'excitations internes, d'ordre nutritif, dues probablement à des changements dans la composition du suc : on les qualifie de *mouvements spontanés ;*

2° D'autres sont provoqués par les variations d'éclairement, notamment par l'alternance du jour et de la nuit, d'où leur nom de *mouvements nyctitropiques ;*

3° D'autres enfin peuvent être mis en jeu à tout moment par un simple attouchement, ou par toute autre excitation mécanique : ce sont les *mouvements provoqués.*

1. — Mouvements spontanés. — Ces mouvements sont indépendants de la lumière : il suffit, pour qu'ils se manifestent, que la température soit comprise entre un minimum et un maximum, variables d'ailleurs avec la plante considérée.

a) Les mouvements spontanés sont particulièrement frappants dans les *feuilles* du Desmode oscillant (*Hedysarum gyrans*) ou Sainfoin giratoire de l'Inde (Légumineuse, fig. 845) : dans celles de l'Oxalide (*Oxalis acetosella*, fig. 842 *bis*), etc.

b) Pareillement, les pièces du *périanthe* de la fleur peuvent être douées de mouvements spontanés, ce que l'on constate

Fig. 843.

Fig. 844.

Fig. 843. — Ornithogale en ombelle (Dame de onze heures, Liliacée) (grand. nat.). — *a*, étamine grossie, à filet aplati (faces interne et externe).

Fig. 844. — Rameau florifère de Rue (*Ruta graveolens*). — *a*, étamines (l'une d'elles est infléchie sur le pistil ; *b*, pétales ; *c*, sépales (grand. nat.).

nettement dans l'Ornithogale (Liliacée, fig. 843), qui s'ouvre régulièrement vers onze heures du matin, par suite d'une élongation survenue à la face interne du périanthe, et qui se referme le soir, par raccourcissement de cette même face.

Le Pourpier (*Portulaca oleracea*) a ses fleurs épanouies vers midi et les referme déjà une heure après.

Certaines Silènes (*Silene nutans ; S. noctiflora*), le Cierge (*Cereus*), dont les larges fleurs atteignent de 15 à 20 centimètres de diamètre, etc., ouvrent au contraire leur corolle le soir, et la ferment le matin : celle du Cierge ne s'épanouit qu'une seule fois (p. 781).

Les énormes fleurs du Victoria (*Victoria regia*) s'ouvrent le soir vers cinq heures et se referment le lendemain matin vers 8 ou 9 heures : la corolle, blanche au premier épanouissement, passe au rouge carmin le jour suivant, puis se flétrit.

c) On observe encore des mouvements spontanés très nets dans les *étamines* de plusieurs Rutacées (Rue, Fraxinelle), dans la Parnassie des marais (*Parnassia palustris*), etc.

Dans la Rue (fig. 844), la fleur comprend, tantôt quatre, tantôt cinq pétales, ce dernier nombre caractérisant la fleur terminale de l'inflorescence : les étamines, au nombre de 8 ou 10, selon le type de corolle, sont disposées en deux verticilles.

Au moment de l'épanouissement, les étamines reposent dans la concavité des pétales. Plus tard, on les voit, une à une, celles du verticille intérieur d'abord, recourber lentement leur filet vers le pistil et poser leur anthère côte à côte sur le stigmate, assurant de la sorte la pollinisation. Après un certain temps d'immobilité, ces organes accomplissent successivement le mouvement inverse, pour reprendre une à une leur position première.

Le cycle entier de ces mouvements s'effectue dans l'espace d'une journée.

Fig. 845. — Feuille du Desmode oscillant (*Hedysarum gyrans*). — *a*, stipules ; *b*, petites folioles ; *c*, grande foliole ; *d*, la même abaissée (position nocturne).

Desmode oscillant. — La feuille du Desmode oscillant (*Hedysarum gyrans*) est trifoliolée (fig. 845) ; sa foliole terminale, longue de 3 à 5 centimètres, est beaucoup plus développée que les deux latérales, lesquelles sont courtement pétiolulées. Les trois folioles sont munies chacune d'un renflement moteur.

Or, de jour comme de nuit, les deux petites folioles exécutent un mouvement d'oscillation, tel que l'une d'elles monte quand l'autre descend, et chacun de ces mouvements dessine dans l'espace un cône dont le sommet correspond au point d'insertion de la foliole ; en outre, le déplacement est saccadé, parfois momentanément interrompu, sans qu'on discerne les causes intérieures d'arrêt et de reprises successifs. La foliole terminale, au contraire, reste étalée pendant tout le jour, et ce n'est que le soir qu'elle s'abaisse, pour rester pendante jusqu'au lendemain matin : elle est donc simplement le siège d'un mouvement nyctitropique.

A une température supérieure à 22 degrés, deux à cinq minutes suffisent aux folioles latérales pour décrire un tour entier de leur mouvement conoïdal. Toutefois, ces mouvements ne s'accomplissent avec cette rapidité que dans les stations d'origine de la plante (Inde) ; dans nos serres, ils vont en s'affaiblissant peu à peu.

Coexistence de mouvements nyctitropiques. — Chez diverses autres Légumineuses (Haricot, Acacier), chez l'Oxalide (fig. 842 *bis*), etc., les mouvements spontanés consistent en abaissements et relèvements alternatifs des folioles ; mais, comme ces mêmes plantes sont le siège de mouvements nyctitropiques énergiques, les mouvements spontanés se trouvent masqués par eux, et il devient nécessaire, pour les observer, de faire séjourner les plantes à l'obscurité, ou de les exposer à une lumière d'intensité constante.

Toutefois, le séjour prolongé de la plante à l'obscurité affaiblit sa faculté de mouvement : au bout de quelques jours, par exemple, les feuilles du Haricot cessent de se mouvoir. L'exposition à la lumière rétablit les mouvements, mais plus ou moins vite, selon la durée de la période d'inhibition.

Les anesthésiques (éther,.... produisent le même effet que l'obscurité, à condition d'intervenir à dose ménagée.

Cause des mouvements spontanés. — Il est probable que les mouvements autonomes des feuilles sont occasionnés, comme les mouvements nyctitropiques, par des *variations de turgescence*, dues à une inégale répartition, dans les tissus, de substances à fort pouvoir osmotique (sucre, sels minéraux). Une courbure convexe se produit alors nécessairement du côté où ces principes sont en prédominance, à cause de l'absorption plus considérable d'eau qu'ils y provoquent.

S'il en est bien ainsi pour le Desmode, c'est que la zone de plus forte turgescence se déplace tout autour des renflements moteurs et occupe successivement la face supérieure, puis le côté et la face inférieure de ces derniers, la foliole s'abaissant dans le premier cas, s'élevant dans le dernier.

2. — Mouvements nyctitropiques ; veille et sommeil. — 1° **Dans les feuilles.** — En plein jour, les feuilles nyctitropiques sont largement épanouies ; pendant la nuit, elles sont plus ou moins repliées sur elles-mêmes.

Ces mouvements, qualifiés parfois de *veille* et de *sommeil*, sont surtout remarquables chez diverses Légumineuses, notamment dans la Sensitive (*Mimosa pudica*), qui est douée en outre du mouvement provoqué ; dans les Acacias, le Robinier Faux-Acacia (fig. 414), le Haricot, le Lupin (fig. 416), le Trèfle (fig. 847), la Luzerne.

On peut les observer aussi sur des cotylédons, et même les mouvements de ces organes sont parfois inverses de ceux des feuilles. Ainsi, chez les Oxalides (fig. 842 *bis*), les folioles s'abaissent toujours le soir sur le pétiole qui les supporte, tandis que les cotylédons, selon les espèces, se relèvent ou s'abaissent.

Sensitive. — La feuille de cette Mimosée comprend (fig. 848) : 1° un pétiole principal (*b*), dont la base est dilatée en un renflement moteur d'environ un demi-centimètre de longueur ; 2° quatre pétioles secondaires, qui, dans la position diurne, s'écartent en divergeant de l'extrémité du

Fig. 846.

Fig. 847.

Fig. 846. — Feuille de Trèfle épanouie ; en bas les stipules, en partie concrescentes avec le pétiole (grand. nat.).

Fig. 847. — Feuille de Trèfle à l'état de sommeil. — *a*, stipules.

pétiole principal et sont pareillement pourvus de renflements basilaires, plus courts que le précédent, et garnis, comme lui, de poils à la face inférieure ; 3° de nombreuses folioles (*c*), disposées par paires en une double

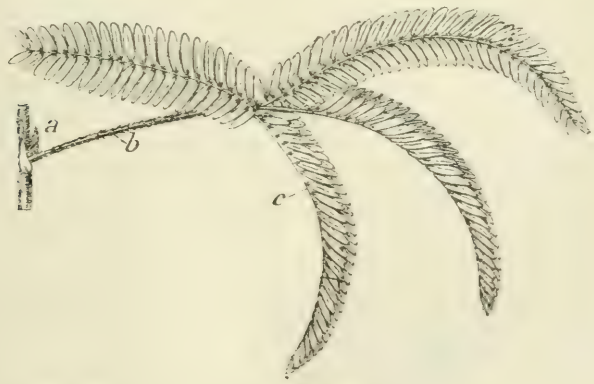


Fig. 848. — Feuille composée pennée de Sensitive. — *a*, stipules ; *b*, pétiole primaire avec renflement moteur à la base (insuffisamment figuré) ; *c*, pétioles secondaires et folioles (en bas, dans la position de sommeil).

rangée sur chaque pétiole secondaire et insérées sur ces derniers par de très courts pétiolules mobiles.

La périodicité quotidienne des mouvements de la feuille de Sensitive est la suivante.

Dans la journée, et surtout vers le soir, le pétiole principal s'abaisse, et son mouvement de descente est entièrement achevé vers huit heures ; à ce moment, les pétioles secondaires, qui divergeaient pendant le jour,

sont rapprochés les uns des autres, à peu près dans le prolongement du pétiole principal, et les folioles de chaque paire se trouvent appliquées l'une contre l'autre par leur face supérieure, et dirigées obliquement vers l'extrémité libre de la feuille, de manière que les paires successives de folioles empiètent les unes sur les autres.

Vers 9 ou 10 heures du soir, le mouvement ascensionnel commence à se dessiner dans le pétiole principal, et il se poursuit jusque vers le matin, avant le lever du soleil ; ce pétiole forme alors avec la portion de tige qui est située au-dessus du nœud un angle aigu. Il ne tarde pas à s'abaisser à nouveau, tandis qu'à l'aurore les pétioles secondaires s'écartent les uns des autres et que les folioles s'étalent, la feuille entière reprenant ainsi l'état de veille.

Au milieu de la journée, la feuille reste sensiblement horizontale ; ce n'est que vers le soir que le mouvement de descente reprend nettement.

Ajoutons que l'abaissement du pétiole principal est contrarié pendant la matinée, ainsi que dans l'après-midi, par un léger relèvement.

Le Trèfle, la Luzerne, la Vesce, la Gesse, etc., reploient leurs folioles, comme la Sensitive, en juxtaposant les faces supérieures de ces dernières (fig. 847).

Remarques. — 1° Il n'est pas nécessaire d'attendre le matin pour voir la feuille de Sensitive s'épanouir à nouveau ; une lumière intense, agissant sur la Sensitive endormie, suffit à provoquer le mouvement.

2° D'autre part, la lumière n'exerce pas instantanément son action; il y a induction (p. 447). Ainsi, en éclairant la plante sommeillante pendant un temps insuffisant à l'épanouissement des feuilles et en la plaçant ensuite à nouveau à l'obscurité, les feuilles s'ouvrent-elles, mais plus ou moins vite, selon la durée d'action de la lumière.

3° Il n'est pas nécessaire que la plante passe de la lumière à l'obscurité pour prendre sa position de sommeil ; une *variation d'éclairement* suffit. Ainsi, un Acacia (*A. lophanta*), éclairé avec une lampe pendant la nuit, effectue ses mouvements, lorsqu'il est de nouveau soumis à la lumière du soleil; mais, à une semblable alternance, l'amplitude des mouvements va en diminuant, et il devient alors nécessaire, pour qu'ils reprennent tout leur développement, que la plante reste pendant quelque temps à la lumière du jour, dans les conditions normales.

4° Le séjour prolongé de la plante (Haricot) à l'obscurité finit par enlever toute sensibilité aux renflements moteurs ; mais l'inhibition disparaît sous l'action prolongée de la lumière.

On constate en outre que, pendant le séjour à l'obscurité, la plante peut reprendre d'elle-même sa position de veille.

Haricot. — Dans cette Légumineuse, ainsi que dans le Robinier et le Lupin (fig. 850, C), dans l'Averrhoa (fig. 850, *A*), dans l'Oxalide, etc., les folioles se meuvent vers le bas et rapprochent ou juxtaposent leurs faces inférieures, qui sont, comme l'on sait, très stomatifères.

Les feuilles adultes trifoliolées du Haricot (fig. 849) portent quatre renflements moteurs très nets, plus verts et plus délicats que le reste de l'organe ; les deux feuilles primordiales opposées, qui font suite immédiatement aux cotylédons et qui sont unifoliolées (fig. 652, *b*) offrent, de même, un renflement à la jonction de leur foliole avec le pétiole, et,

comme les feuilles adultes, le renflement de la base. Or, le soir, les folioles s'abaissent, tandis que le pétiole principal est le siège d'un relèvement.

Dans le Lupin (fig. 850, *B,C*), les 5 à 7 folioles de la feuille palmée, lar-

Fig. 849. — Rameau de Haricot d'Espagne (*Phaseolus multiflorus*). — *a*, renflement moteur basilaire du pétiole (*d*) ; *b*, renflement des folioles latérales, surmonté de deux stipelles ; *c*, renflement moteur et stipelles de la foliole terminale (réduit d'un tiers).

gement étalées pendant le jour, s'abaissent dès après le coucher du soleil, de manière à entourer étroitement le pétiole ; il en est de même des folioles de l'Oxalide (fig. 842 *bis*, *a*).

Utilité des mouvements nyctitropiques — L'avantage évident que tire la plante du reploiement de ses folioles le soir, surtout dans le cas où les folioles s'appliquent les unes contre les autres (Acacia, Mimosa), est de diminuer les surfaces exposées à l'air et par suite de ralentir la transpiration, ce qui préserve la plante du refroidissement nocturne, si préjudiciable aux feuilles jeunes, encore délicates, pendant les nuits claires du printemps.

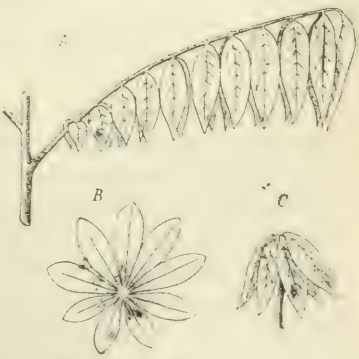


Fig. 850 et 851. — *A*, position de sommeil de la feuille composée pennée d'Averrhoa. — *B*, position de veille d'une feuille de Lupin. — *C*, position de sommeil de la même feuille.

Structure des renflements moteurs. — Ce qui caractérise les renflements moteurs des feuilles, c'est le grand développement du parenchyme chlorophyllien (fig. 852, *b*) et l'abondance des sucs inclus dans ses cellules.

a) Dans le renflement basilaire de la Sensitive (fig. 848, *a*), on trouve de dehors en dedans : 1° un épiderme continu, sans stomates, faiblement cutinisé, couvert de poils dans toute la région inférieure de l'organe et dépourvu, ou à peu près, de ces appendices dans la région supérieure ; 2° un parenchyme vert arrondi, dont les cellules, surtout larges à la périphérie, laissent entre elles des méats très développés ; 3° enfin un cordon libéroligneux serré axile (comme fig. 852, *c*). Les faisceaux de ce dernier sont écartés dans le reste du pétiole (fig. 856, I).

Remarquons, en outre, que dans la moitié supérieure du renflement adulte, les cellules offrent une membrane cellulosique

Fig. 852.

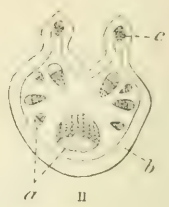


Fig. 853.

Fig. 852. — Coupe transversale d'un renflement moteur de Haricot. — *a*, épiderme ; *b*, parenchyme cortical ; *c*, méristèle ; *d*, gouttière de parenchyme.

Fig. 853. — Coupe transversale du pétiole de Haricot, au-dessus du renflement basilaire. — *b*, parenchyme cortical ; *a*, faisceaux libéroligneux, disposés en arc ; *c*, faisceaux, longeant les deux côtes saillantes du pétiole (Sachs).

épaissie, tandis que cette même membrane reste mince, et par suite plus extensible, dans la moitié inférieure de l'organe.

b) Dans les renflements du Haricot (fig. 852), les faisceaux libéroligneux sont rapprochés autour de l'axe, comme dans la Sensitive, en un cordon grêle (*c*), en forme de fer à cheval, à concavité supérieure remplie d'un parenchyme vert (*d*), qui se continue avec le parenchyme cortical très développé de l'organe. Les corps chlorophylliens sont nombreux dans les cellules ; mais ils restent un peu plus petits que ceux des autres régions de la feuille ; le suc y est si abondant que le renflement, une fois sectionné et exposé à l'air, ne tarde pas à se rider et à se flétrir, par suite de la vaporisation de l'eau.

Dans le pétiole proprement dit (fig. 853), les faisceaux, au lieu d'être contigus, sont séparés les uns des autres dans le parenchyme de l'organe, et par suite plus rapprochés de la périphérie.

On peut conclure de ce qui précède que, dans la Sensitive, c'est la moitié inférieure du renflement principal, et dans le Haricot, la moitié supérieure, qui acquerront la turgescence la plus grande : la première, comme composée de parenchyme à parois plus minces, la seconde comme renfermant un parenchyme plus abondant.

On verra, du reste, que c'est aussi la moitié inférieure du renflement, dans la Sensitive, qui exerce l'action prépondérante dans les mouvements provoqués.

Mécanisme des mouvements de veille et de sommeil. — Les mouvements de veille et de sommeil des feuilles sont déterminés par les *variations inégales de turgescence*, qui surviennent périodiquement dans les deux moitiés supérieure et inférieure des renflements moteurs, variations qui entraînent nécessairement une courbure, convexe du côté de la plus forte turgescence actuelle.

Lorsque la feuille vient de prendre sa position de sommeil, les renflements sont généralement plus rigides, plus tendus ou *turgescents*, que pendant le jour; or, la turgescence résulte d'une absorption d'eau. Toutes les fois donc que la moitié supérieure d'un renflement moteur absorbera plus d'eau, de par sa structure mieux appropriée, que la moitié inférieure, elle éprouvera une plus grande distension que cette dernière, et il en résultera une courbure de l'organe, à convexité supérieure.

C'est le cas pour les renflements moteurs des folioles du Haricot. On a trouvé, par la méthode plasmolytique (p. 109), pour la moitié supérieure de ces renflements, une tension de turgescence de 2.5 atmosphères le matin et de 7.5 atmosphères le soir, soit une augmentation de force expansive de 5 atmosphères, qui précisément provoque l'abaissement des folioles.

Dans le renflement principal de la Sensitive, le passage du pétiole de l'état de veille à l'état de sommeil est caractérisé au contraire par une diminution de tension de la moitié inférieure, qui finit par rendre prépondérante la tension de l'autre moitié du renflement : d'où, pareillement, courbure vers le bas.

Idée du mécanisme des mouvements de la Sensitive. — On peut se faire l'idée suivante des causes prochaines du mouvement nyctitropique, pour le pétiole principal de la Sensitive, considéré à ses diverses phases.

Le soir, au moment du coucher du soleil, la transpiration étant forte-

ment ralentie, l'eau absorbée par les racines s'accumule dans les parenchymes, spécialement dans le renflement basilaire de la feuille ; cette accumulation est sans doute favorisée à ce moment par une proportion assez forte de substances très osmotiques, telles que des sucres, issues d'une assimilation chlorophyllienne antérieure et qui ajoutent leur action attractive à celle du protoplasme. Comme la turgescence prédomine en définitive dans la moitié inférieure, plus extensible, du renflement, il en résulte que le pétiole s'élève peu à peu pendant la nuit.

Les cellules consommant pendant ce temps une partie tout au moins de leurs réserves dissoutes, leur pouvoir osmotique et par suite leur turgescence vont en diminuant : une certaine quantité d'eau s'échappe de la moitié inférieure du renflement, en se diffusant, soit vers le haut dans le pétiole, soit vers le bas dans la tige; cette diffusion s'opère lentement, parce que la température relativement basse de la nuit retarde l'exosmose. Un moment vient donc où le mouvement ascensionnel du pétiole prend fin. Comme cet arrêt se réalise déjà avant le jour, c'est-à-dire avant le début d'une nouvelle assimilation, la turgescence ne peut que continuer à s'affaiblir; dès qu'elle prédomine dans la moitié supérieure, le pétiole commence son mouvement de descente.

Après le lever du soleil, la transpiration reprend à nouveau avec activité : la moitié inférieure du renflement étant beaucoup plus riche en eau que l'autre, le mouvement de descente se prononce de plus en plus. Peut-être même la lumière augmente-t-elle la perméabilité du protoplasme, le rend-elle plus filtrant; ce qui est certain, c'est que l'élévation de température favorise l'exosmose et par suite la vaporisation d'eau.

Mais alors l'assimilation chlorophyllienne est rétablie, et les principes organiques qui en dérivent tendent à s'accumuler de nouveau dans les cellules, d'autant plus qu'à ce moment les combustions sont faibles, par rapport à ce qu'elles deviennent au milieu du jour, la température étant encore peu élevée. Les pertes d'eau croissantes, dues à la transpiration et à la perméabilité plus grande des membranes, se trouvent ainsi contrebalancées plus ou moins vite par le pouvoir osmotique de plus en plus grand du suc. On comprend ainsi que, vers le milieu du jour, la feuille puisse rester étalée.

A l'approche du soir, les conditions de l'assimilation deviennent moins bonnes, faute de lumière; la respiration, encore très intense, à cause de la température relativement élevée, contribue de son côté à appauvrir le suc en principes osmotiques : la turgescence diminue donc, et le pétiole de la feuille finit par s'abaisser entièrement.

C'est alors que la cessation presque complète de la transpiration, jointe peut-être à un apport de substances osmotiques, issues du limbe ou de la tige, intervient à nouveau pour ramener au maximum la turgescence de la moitié inférieure du renflement moteur et préluder à une nouvelle ascension du pétiole.

Influence des radiations élémentaires et de la température. — 1° Les radiations de diverse réfrangibilité qui composent la lumière solaire exercent une action très inégale dans les mouvements de veille et de sommeil. Pour déterminer leur action propre, on couvre les plantes étudiées de cloches

monochromatiques, colorées de l'une ou l'autre des nuances spectrales.

On a constaté ainsi que les feuilles prennent très vite leur position de sommeil sous des écrans rouges, moins rapidement sous des écrans jaunes, très lentement ou même pas du tout sous des écrans verts. Quant aux lumières bleue et violette, elles sont sans action : les feuilles y restent épanouies.

Les rayons les moins réfrangibles se comportent donc sensiblement comme l'obscurité, et les plus réfrangibles, comme la lumière solaire totale. Mais, une fois endormie, la plante se réveille aussi bien sous les écrans rouges que sous les écrans violets : le matin, les folioles sont toujours épanouies (*Cassia nictitans*).

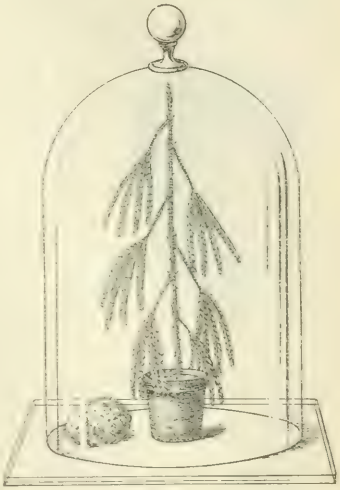


Fig. 854. — Sensitive placée sous cloche, en présence d'une éponge imprégnée de chloroforme : les feuilles prennent la position de sommeil.

Sous un écran rouge, le mouvement nyctitropique est avancé chaque jour d'une heure à une heure et demie, selon les plantes; l'accélération est moindre dans la lumière jaune, et elle varie d'une demi-heure à deux heures et demie dans la lumière bleue.

2° Au-dessous de 15° et au delà de 40°, les mouvements de la Sensitive, aussi bien les mouvements provoqués que les mouvements nyctitropiques, se font de moins en moins bien et finissent par être abolis.

Les anesthésiques les annihilent de même, frappant la plante de rigidité (fig. 854).

2° **Mouvements nyctitropiques des fleurs.** — Les sépales et surtout les pétales de nombreuses fleurs offrent, comme les feuilles précédemment étudiées, le phénomène de veille et de sommeil. C'est ainsi que la corolle du Liseron et celle de la Morelle tubéreuse ou Pomme de terre, par exemple, se ferment le soir et s'ouvrent le matin.

Ces mouvements sont dus aux *variations de température et d'éclairement*. Ils peuvent exister seuls ; mais très souvent ils

se compliquent de mouvements spontanés (p. 732), qui les renforcent ou les atténuent, selon que ces derniers s'exercent dans le même sens ou dans le sens inverse. Les mouvements de veille et de sommeil des fleurs se produisent dans l'eau comme dans l'air.

On aura affaire à des mouvements spontanés, toutes les fois qu'ils s'effectueront dans la plus complète obscurité, comme à la lumière, la température étant constante. Ainsi, les fleurs de certaines Oxalides se ferment le soir et s'ouvrent le matin, aussi bien lorsqu'elles sont maintenues à l'obscurité que dans les conditions normales de la végétation.

Fig. 855. — Fleur de Tulipe, presque fermée (réduite).

Une fleur de Tulipe, au contraire, reste fermée à l'obscurité (fig. 855), à température constante, et ne s'ouvre que sous l'action d'une variation thermique ou lumineuse : elle est donc le siège de mouvements nyctitropiques. Il en est de même du Nénuphar blanc.

Selon les espèces, les fleurs se montrent plus sensibles aux variations d'éclairement qu'aux variations de température, ou réciproquement.

Les fleurs de Tulipe et de Safran, par exemple, qui s'ouvrent et se ferment avec la plus grande facilité, obéissent surtout aux variations de température. A température constante, elles se ferment bien, lorsqu'on les obscurcit momentanément, puis s'ouvrent de nouveau à la lumière ; mais il suffit d'une élévation de température de quelques degrés, pour épanouir la fleur que l'obscurité vient de clore, à condition toutefois de se maintenir entre le minimum et le maximum thermiques, qui correspondent à la plante.

Si l'on peut ainsi empêcher une fleur, d'espèce appropriée, de se fermer le soir en l'échauffant, inversement, une fleur épanouie à la lumière du jour se referme sous l'effet d'un refroidissement.

Ces mouvements du périanthe ont leur siège à la *face interne* des pétales ou sépales, dans la région basilaire ; peut-être résultent-ils des modifications de turgescence, auxquelles cette région se trouve soumise, par suite de l'alternance du jour et de la nuit, et qui alors entraînent, selon le cas, une extension ou un rétrécissement. S'il en est ainsi, ce serait

un minimum de turgescence qui se réaliserait le soir, au moment de l'occlusion de la fleur, et non un maximum, comme dans les renflements moteurs des feuilles.

L'ouverture des fleurs le matin est physiologiquement liée à la pollinisation ; leur fermeture le soir préserve le périanthe, et surtout les organes générateurs des gamètes (étamines et pistil), du froid nocturne.

3. — Mouvements provoqués. — On comprend plus spécialement sous ce nom les réactions motrices dues aux excitations mécaniques, telles que les contacts, chocs, piqûres ; mais il faut bien remarquer que les mouvements de sommeil sont, eux aussi, des mouvements provoqués, car les variations thermiques ou lumineuses constituent des excitants, au même titre que le choc ou la pression.

D'autre part, si l'on qualifie de spontanés les mouvements du Desmode oscillant et de quelques autres feuilles ou fleurs (p. 730), c'est uniquement dans l'ignorance où l'on se trouve des variations intracellulaires qui les produisent et qui sont elles-mêmes liées à des changements ambiants, et par suite à des excitations.

Autrement dit, tous les mouvements sont provoqués par des causes extérieures ; seulement, ces causes sont plus ou moins apparentes, et leur action est tantôt directe, tantôt lointaine.

Les plus remarquables mouvements provoqués sont ceux des feuilles de la Sensitive, déjà douées d'un si puissant mouvement nyctitropique ; puis ceux des feuilles de la Dionée et du Rossolis ; enfin ceux des étamines et même du pistil de diverses espèces.

Les mouvements de la Dionée et du Rossolis ont été antérieurement décrits (p. 507) ; ils sont liés à l'excrétion d'un liquide, qui paraît doué de propriétés digestives.

1° **Mouvements provoqués de la Sensitive.** — Lorsqu'on agite une branche de Sensitive, ou simplement lorsqu'on touche la face inférieure velue des renflements moteurs primaires ou secondaires, on voit le pétiole principal s'abaisser et les pétioles secondaires se rapprocher les uns des autres, en même temps que les folioles se replient vers le haut. La feuille, en un mot, prend la position de sommeil.

Il suffit du contact d'une seule foliole pour provoquer son relèvement, puis progressivement celui de toutes les autres jusqu'aux extrémités du pétiole correspondant ; après quoi, si l'excitation n'a pas été trop faible,

le mouvement se propage dans le reste de la feuille, qui s'abaisse plus ou moins profondément.

L'excitation et le mouvement consécutif peuvent même se propager de la feuille excitée aux feuilles voisines par l'intermédiaire de la tige, mais plus vite de haut en bas que de bas en haut.

Dans tous les cas, les feuilles reprennent, peu de temps après, leur position de veille.

Si l'on répète l'excitation après chaque épanouissement, le temps qui met la feuille à se réveiller devient de plus en plus long, ce qui témoigne de la fatigue de l'organe. De même, quand la première excitation se pro-

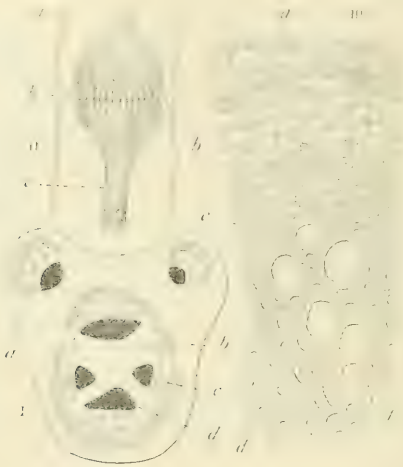


Fig. 856. — I, coupe d'un pétiole primaire de Sensitive ; *a*, méristèles latérales ; *b*, collenchyme de la méristèle médiane circulaire ; *c*, cellules conductrices excitables de la région libérienne ; *d*, bois (en noir) (gr. : 30). — II, deux cellules excitables, grossies ; *a*, paroi longitudinale ; *b*, cloison transversale criblée ; *c*, protoplasme contracté et noyau (gr. : 600). — III, portion de la coupe de la méristèle centrale du renflement moteur primaire ; *a*, parenchyme amylifère ; *b*, collenchyme ; *c*, cellules excitables criblées, très nombreuses ; *d*, fibres ligneuses ; *f*, vaisseaux (gr. : 200) (Haberlandt).

longe, comme par exemple sous l'action du cahot d'une voiture, la feuille reste ensuite fermée pendant un temps plus long qu'après une excitation ordinaire.

Ce qui caractérise la feuille repliée de la sorte sur elle-même et abaissée par l'effet d'un contact, c'est la *flaccidité des renflements moteurs*. Dans la feuille naturellement endormie le soir, ces mêmes renflements sont au contraire résistants, gonflés d'eau, turgescents.

Mécanisme des mouvements. — Dans le mouvement provoqué de la Sensitive, c'est la *moitié inférieure du renflement moteur* qui joue le rôle prédominant.

On a constaté, en effet, que l'ablation de toute la partie du renflement principal située immédiatement au-dessus de la méristèle, tout en dimi-

nuant la sensibilité, n'empêche pas le pétiole primaire, une fois abaissé, de se relever à nouveau ; tandis que l'ablation du parenchyme mince et extensible, situé au-dessous de la méristèle, laisse le pétiole rigide et inerte dans la position de sommeil.

On observe, d'autre part, que, dans les coupes suffisamment épaisses du renflement moteur, les méats intercellulaires du parenchyme cortical sont remplis d'eau, expulsée des cellules, par suite même de l'excitation qui résulte de la section de l'organe ; de plus, sur la tranche du renflement, pratiquée près de sa jonction avec la tige, le liquide s'écoule plus abondamment de la moitié inférieure que de la moitié supérieure, ce qu'explique du reste l'épaisseur plus grande des membranes de cette dernière région, et aussi la présence de nombreuses cellules conductrices, très riches en suc, dans la région libérienne du côté inférieur (fig. 856, *c*).

Notons encore que la flaccidité du renflement de la feuille abaissée est liée à une diminution de volume, qui a son siège dans la moitié inférieure, l'autre moitié demeurant invariable ou même subissant une légère extension ; la teinte de l'organe excité devient aussi plus sombre, modification due à l'injection d'eau dans les espaces intercellulaires.

Toute diminution de pression à l'intérieur de la plante tend à amener les feuilles dans leur position de sommeil. Au contraire, une diminution de pression de l'atmosphère ambiante, diminution qui, on le sait (p. 412), se propage très lentement dans les tissus, se traduit dans une certaine limite, par un redressement plus marqué du pétiole principal, par un écartement plus grand des pétioles secondaires et un léger abaissement des folioles, bref, par une exagération de l'état de veille de la feuille.

D'après les faits précédents, le mécanisme du mouvement provoqué de la Sensitive peut être considéré comme le suivant.

L'impression de contact entraîne une contraction brusque du réseau protoplasmique, et par suite un retour élastique des membranes, jusqu'alors distendues, dans le parenchyme de la moitié inférieure du renflement principal. L'eau expulsée pendant cette contraction envahit les espaces intercellulaires et s'échappe en partie dans le pétiole et dans la tige ; car il y a diminution de volume du renflement. Cette diminution de turgescence entraîne l'abaissement immédiat de la feuille, qui tombe en quelque sorte par son propre poids et aussi par suite de la légère extension qu'éprouve alors la moitié supérieure du renflement.

Cela étant, il faut un certain temps pour qu'une nouvelle absorption d'eau rétablisse la turgescence dans les cellules plasmolysées de la moitié inférieure et amène cette turgescence à redevenir supérieure à celle de la moitié opposée, ce qui provoquera le redressement du pétiole, en même temps que l'épanouissement de la feuille entière. La durée de cette période est d'autant plus courte que la transpiration est plus faible.

On voit que, dans le mouvement provoqué, comme dans le mouvement de sommeil, c'est à une diminution prédominante de turgescence dans la moitié inférieure du renflement moteur qu'est dû l'abaissement du pétiole ; la différence réside dans la brusque et profonde dépression que provoque le départ d'eau dans la feuille excitée, et c'est ce qui explique comment une Sensitive, naturellement endormie, peut abaisser encore ses pétioles sous l'action d'une stimulation mécanique.

En ce qui concerne la *transmission des excitations*, à partir du point directement impressionné, il semble probable que les larges cellules

tubuleuses de la région libérienne (fig. 856, III, *c*) jouent un rôle essentiel. Ces cellules sont pourvues d'une couche protoplasmique pariétale (II, *c*), d'un gros noyau et d'un suc très abondant, riche en principes osmotiques ; les cloisons transverses (*b*) sont criblées, et les protoplasmes des cellules consécutives communiquent directement entre eux.

Dans l'état normal, la membrane de ces cellules est fortement tendue par suite de l'abondance des sucs inclus. Or, au moment du contact, la

Fig. 857.

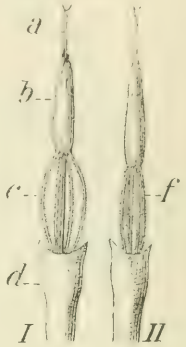


Fig. 858.

Fig. 857. — *a*, fleur de Berbéride ou Épine-vinette (grossie 2 fois) ; les 6 étamines reposent dans la concavité des pétales ; *b*, étamine, ouverte à droite (déhiscence valvulaire) ; *c*, jeune fruit (baie rouge) ; en haut, le pédicelle.

Fig. 858. — Fleur de Centaurée (*Centaurea Jacea*), dont la partie supérieure de la corolle a été enlevée. — I, avant l'excitation des étamines. — II, après ; *a*, style ; *b*, manchon des cinq anthères ; *c*, filets convexes ; *d*, tube de la corolle ; *f*, filets contractés (Unger).

diminution brusque de tension, qui survient dans les tissus au point touché, se traduit par une rupture d'équilibre, c'est-à-dire par un retour élastique de la membrane dans les cellules en question, et de la sorte l'excitation initiale se propage en ondulation dans toute la feuille.

2° **Mouvements des étamines et du pistil.** — On a vu (p. 731) que les *étamines* sont parfois douées, comme les feuilles, du mouvement spontané. Elles peuvent aussi être le siège d'une assez grande irritabilité, pour qu'un simple contact, un frôlement, une piqûre suffisent à les animer : la Berbéride (Épine-vinette) et diverses Composées (Chardon, Centaurée) sont particulièrement remarquables sous ce rapport.

Il en est de même aussi du *stigmate* des Mimules.

a, *Berbéride*. — Dans la fleur de la Berbéride commune, fraîchement épanouie et au repos (fig. 857), les six étamines,

dirigées en dehors, sont appliquées respectivement contre les pièces du périanthe.

Or, pour peu que l'on frôle ou que l'on pique la portion basilaire du filet, l'étamine correspondante se recourbe vers

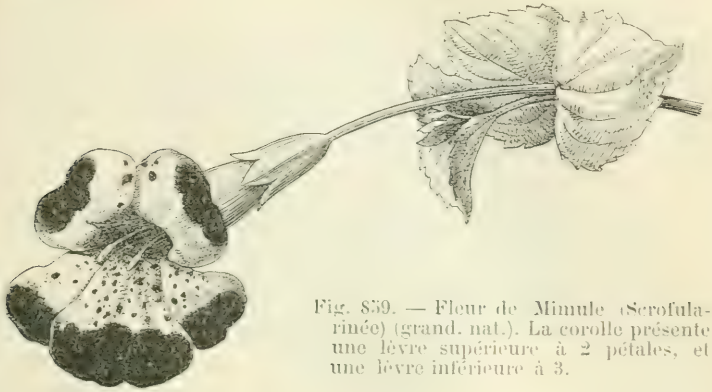


Fig. 859. — Fleur de Mimule (Scrofularinée) (grand. nat.). La corolle présente une lèvre supérieure à 2 pétales, et une lèvre inférieure à 3.

l'intérieur de la fleur et pose son anthère sur le stigmate du pistil; l'agitation d'une branche fleurie produit le même effet sur la généralité des étamines. Quelques instants après, ces organes reprennent leur position normale. Si l'on répète ensuite l'excitation, on constate que la sensibilité diminue.

b) Chardons. — Dans les Chardons et dans d'autres Composées, la motilité des étamines est mise en jeu au moment de la déhiscence des anthères. Ces dernières, au nombre de cinq, sont unies entre elles latéralement, de manière à constituer une sorte de manchon (fig. 858, *b*), dans lequel passe le style (*a*) du pistil; les filets, au contraire, sont libres jusqu'au tube (*d*) de la corolle.

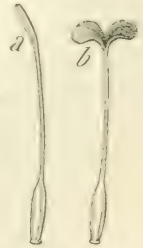


Fig. 860. — Pistil de Mimule. — *b*, les deux lobes stigmatiques écartés, avant la pollinisation; *a*, les mêmes, rapprochés, après un contact.

Or, au repos, les filets staminaux sont courbés vers l'intérieur, leur face externe étant convexe (fig. 858, I, *c*); après un contact ou une agitation du capitule, ils se redressent, par suite d'un raccourcissement survenu dans leur moitié convexe (II, *f*), d'où résulte une traction vers le bas sur le manchon des anthères, de nature à favoriser la dissémination du pollen et par suite la formation des œufs.

c) *Mimule*. — Il n'y a pas jusqu'au stigmate du *pistil*, qui ne puisse être le siège de mouvements provoqués.

Ainsi, les deux lobes stigmatiques de la Mimule (Scrofularinée, fig. 859), qui se trouvent naturellement écartés l'un de l'autre à l'époque de la fécondation (fig. 860, *b*), se rejoignent au moindre attouchement (*a*).

Le même phénomène se produit après la pollinisation : le pollen qu'interceptent alors les lèvres stigmatiques se trouve efficacement protégé contre les influences externes nuisibles, notamment contre les atteintes de l'eau.

III. — MOUVEMENTS DUS A LA CROISSANCE

Courbures géotropiques, etc. — Les mouvements liés à la croissance, bien distincts des mouvements proprement dits, comprennent les *courbures géotropiques*, *phototropiques*, *thermotropiques*, etc., qui traduisent les variations d'intensité de croissance, provoquées par les agents extérieurs, ainsi que la *nutation* (circumnutation, épinastie, hyponastie), qui admet des causes prochaines internes. Ces phénomènes ont été précédemment étudiés (p. 423).

De semblables mouvements, exception faite de la nutation, diffèrent des précédents, en ce qu'ils cessent de se produire, dès que l'organe considéré est arrivé au terme de sa croissance, et par suite qu'ils ne présupposent pas, comme eux, la motricité protoplasmique, mais simplement des *différences de vitesses de croissance*, conséquemment de turgescence, dans les diverses régions du membre considéré.

IV. — MOUVEMENTS DUS A L'IMBIBITION

Mouvements mécaniques de déhiscence, etc. — Dans cette dernière catégorie de mouvements, la cause du déplacement est à rechercher non dans la vitalité même de la plante, mais simplement dans une variation de la masse d'*eau d'imbibition*. Ces déplacements sont par suite purement mécaniques.

Tels sont les mouvements grâce auxquels s'opère la *déhiscence* des anthères (voy. *Étamine*, p. 854) et des fruits secs ou charnus (Eballe (voy. *Fruit*), ainsi que celle des diodanges des Fougères (voy. *Filicinées*).

Il en est de même encore, chez les plantes susceptibles d'une dessiccation prolongée, comme certains Isoètes (Lycopodinées), l'Anastatice ou Rose de Jéricho (*Anastatica hierochuntina*), etc., des *mouvements*, dits *de reviviscence*, qu'accom-

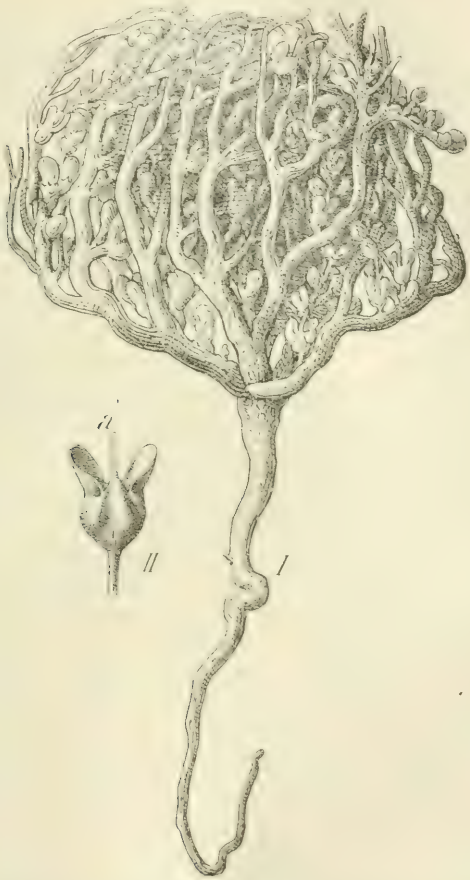


Fig. 861. — I, Anastatice ou Rose de Jéricho, plante reviviscente, à l'état desséché (réduite d'un cinquième). — II, silique grossie ; *a*, style.

plissent ces végétaux, chaque fois que se réalise dans leurs tissus une nouvelle saturation d'eau.

Rose de Jéricho. — La Rose de Jéricho (fig. 861), proprement l'Anastatice (Crucifère), croît dans les sables arides d'Egypte et d'Asie Mineure. Ses rameaux, nombreux et touf-

fus, se reploient sur eux-mêmes vers l'intérieur, dès qu'ils se dessèchent, en s'enchevêtrant en une masse arrondie, que le vent emporte parfois à de grandes distances. A l'air humide, ils se redressent et s'épanouissent de nouveau. La plante peut ainsi servir d'hygromètre.

Structure. — La section transversale des rameaux montre que la lignification du bois est très prononcée dans la moitié extérieure des rameaux, tandis qu'elle reste faible ou nulle (bleuissement par le chlorure de zinc iodé) dans la moitié interne. Cette dernière peut donc absorber une plus grande quantité d'eau et se distendre davantage que l'autre.

On comprend dès lors comment, par la dessiccation, la moitié interne des rameaux devient nécessairement concave, et inversement, comment, lors du retour de l'humidité, la turgescence ouvre la plante à nouveau.

CHAPITRE II

IRRITABILITÉ

Définition. — Comme l'organisme animal, le corps de la plante est *irritable*, c'est-à-dire capable de recevoir les impressions des agents ambiants et de réagir plus ou moins nettement à leur action, notamment par des mouvements.

L'*irritabilité* est une propriété physiologique étroitement liée à la grande instabilité du *protoplasme*. Ce qui la caractérise, c'est qu'une *excitation faible* se traduit typiquement par une *réaction relativement considérable*.

Ainsi, l'attouchement délicat du renflement moteur de la Sensitive, l'action momentanée d'une radiation lumineuse unilatérale sur la région terminale d'une tige en voie de croissance, etc., représentent peu de chose, comme puissance, en comparaison de l'effort qu'il faudrait directement exercer sur la plante, pour effectuer l'abaissement entier de la feuille dans le premier cas, pour réaliser la courbure phototropique dans le second. Or, c'est précisément cette disproportionnalité entre l'intensité des excitants et la grandeur des réactions qu'ils provoquent, qui caractérise l'irritabilité.

L'*excitation peut se propager* sur une plus ou moins grande étendue dans la plante, à partir du point excité. On en a vu des exemples dans la propagation des courbures phototropiques (p. 446), ainsi que dans celle des mouvements de la feuille de Sensitive (p. 741).

Les mouvements ayant été étudiés dans le chapitre précédent, il nous reste simplement ici à faire connaître l'action propre des divers irritants dans la mise en jeu de ces mouvements.

Principaux irritants. — Il y a irritation, et par suite réaction ou *action réflexe*, toutes les fois qu'un changement suffisamment marqué survient dans la composition du milieu pondérable ambiant, intra ou extracellulaire, ou dans l'intensité des forces qui agissent sur la plante.

D'autre part, la réaction consiste, soit en un *mouvement*, soit en une *modification de structure* ; cette dernière résulte notamment des excitations dues à la présence de parasites (p. 695) ou encore des changements de milieu (p. 373).

Les excitants sont de trois ordres principaux :

1° Les *excitants cosmiques*, représentés par les puissances ambiantes (lumière, chaleur, électricité) ;

2° Les *excitants physico-chimiques*, qui sont pondérables ;

3° Enfin les *excitants* purement *mécaniques*, pondérables comme les précédents.

1° Excitants cosmiques. — 1° *Lumière.* — L'action excitatrice de la lumière est surtout nettement attestée par les organismes doués de locomotion totale.

Les zoospores d'Algues, par exemple (fig. 826), *s'orientent* nettement vers une lumière diffuse de moyenne intensité, puis s'en rapprochent, en tournant sur elles-mêmes, jusqu'à rencontrer la paroi du récipient qui les renferme et contre laquelle elles s'accumulent.

Fig. 862. — I, Euglène verte ; *a*, cil locomoteur ; *b*, point rouge ; *c*, vésicule contractile ; *d*, paramylon ; *f*, chloroleucite étoilé avec pyrénoïde ; *g*, noyau. — II, E. lente ; *d*, paramylon ; *f*, nombreux chloroleucites (gr. 600) (Stein).

Si l'on obscurcit ensuite partiellement cette paroi, au moyen d'une bande de papier noir, les zoospores qui cessent d'être éclairées se remettent en mouvement, en quête de lumière.

Les gamètes mobiles des Cryptogames, et spécialement les anthérozoïdes (fig. 830), se comportent de la même façon.

A l'obscurité, au contraire, tous ces organismes se meuvent irrégulièrement dans toutes les directions : il n'y a aucune orientation.

Quand l'intensité de la lumière dépasse une certaine valeur, les mouvements se ralentissent, et finalement se renversent. C'est ainsi que les anthérozoïdes de diverses Algues (*Fucus*,...), les Euglènes (fig. 862), etc., fuient nettement la lumière solaire directe.

Rappelons ici le mouvement oscillatoire qui porte les Oscillaires (fig. 90) vers une lumière d'intensité moyenne ;

les culbutes grâce auxquelles les Clostéries (fig. 836) se rapprochent ou s'éloignent de la source lumineuse (p. 726) ; puis encore l'action de cette même radiation sur le plasmode des Myxomycètes (fig. 821) qui s'élève à la surface du substratum (la tannée pour le Fuligo septicus) tant que la lumière diffuse reste faible, mais qui s'y enfonce, dès qu'il est soumis à la lumière solaire directe : enfin, l'action directrice de la radiation sur les mouvements du protoplasme incolore des végétaux supérieurs, attestée par le groupement de face ou de profil des corpuscules chlorophylliens (p. 63).

Phototactisme. — On a donné le nom de *phototactisme* à la faculté que possède l'être vivant de réagir à la radiation lumineuse. Cette sensibilité est très inégalement développée, selon les plantes, et, dans une même plante, elle varie avec l'âge.

A la longue, le phototactisme peut même s'annuler. Ainsi, les Clostéries, après quelques jours de grande activité, deviennent peu à peu indifférentes à la radiation : les Volvoces (fig. 838), qui, au moment de la reproduction, recherchent une lumière vive, préfèrent dans leur jeune âge la lumière diffuse faible.

Au contraire, les grosses zoospores de Vauchérie (fig. 826, *f*) ne réagissent à aucun moment de leur période de motilité, d'ailleurs courte, aux variations d'intensité lumineuse : elles sont, comme l'on dit, aphototactiques.

Grande activité des radiations bleues. — Les radiations solaires les plus actives dans la mise en jeu des mouvements sont *les plus réfrangibles*, c'est-à-dire les radiations bleues et violettes. On s'en rend compte au moyen d'écrans colorés, constitués, soit par des cloches de verre monochromatiques, soit par des dissolutions colorées (p. 578).

Lorsque le mouvement s'observe au microscope, comme dans le cas des zoospores et des gamètes, on peut faire usage de l'appareil à microspectre (p. 576).

Sous un écran de verre rouge ou sous un écran fluide de bichromate de potassium, les mouvements ne sont pas plus intenses qu'à l'obscurité : ils deviennent, au contraire, aussi actifs dans une lumière bleue ou violette que dans la lumière totale.

Grâce au phototactisme, les plantes douées de locomotion peuvent, par des mouvements appropriés, utiliser plus complètement, en vue de leur nutrition, une lumière d'intensité

trop faible, ou au contraire éviter l'action nuisible d'une lumière trop intense.

Ajoutons que le ralentissement de croissance, qu'éprouvent les organes qui viennent à être éclairés, est encore une preuve de la grande sensibilité de la plante à la lumière. Dans le cas d'une action inégale de la lumière, le phototactisme s'accuse plus nettement encore par les *courbures phototropiques* (p. 440).

2° *Chaleur ; pesanteur...* — La plante est sensible aux variations de température, d'état électrique, etc., ainsi qu'à la pesanteur (p. 428) : elle est, en un mot, douée de *thermotactisme*, d'*électrotactisme*, etc., de *géotactisme*.

Elle traduit son impressionnabilité à la chaleur par des variations de vitesse de croissance, et, dans le cas où la chaleur exerce son action inégalement autour de la plante, par des *courbures thermotropiques* (p. 431) : mais il est nécessaire pour cela que les variations de température soient comprises entre le minimum et le maximum thermiques, qui correspondent à l'état de développement de la plante.

Dans une atmosphère humide, dont la température est portée à 40°, la Sensitive cesse de réagir aux excitations mécaniques au bout d'environ une heure ; il en est de même pour des températures inférieures à 15°. Dans les deux cas, les renflements moteurs sont frappés d'inhibition, comme en présence des anesthésiques.

Le thermotactisme se manifeste encore, après la cessation de la croissance, dans le protoplasme : car l'activité des mouvements de la substance vivante varie aux diverses températures (p. 39). Cette même sensibilité intervient aussi dans le sommeil des fleurs (p. 740), etc.

Quant à la pesanteur, son intensité n'étant pas susceptible de modification en un lieu donné, c'est uniquement par son action inégale tout autour de la plante en voie de croissance qu'elle permet de juger du géotactisme, qui donne lieu alors aux *courbures géotropiques* (p. 429).

Ainsi donc, en résumé, c'est, tantôt par une mise en jeu directe de la motilité du protoplasme, tantôt et plus généralement par des modifications apportées à la croissance, que nous pouvons juger du degré de sensibilité de la plante aux agents immatériels ambiants.

2° **Excitants physico-chimiques pondérables.** — Les corps.

susceptibles d'agir chimiquement ou physiquement sur la plante et de mettre en jeu ou de modifier ses mouvements, doivent être employés d'ordinaire en solution extrêmement étendue, au risque de nuire à la plante.

Ils agissent, soit en exaltant les mouvements (*excitants moteurs*), soit en provoquant l'inhibition de l'organe sensible (*excitants inhibants*) : du reste, ils peuvent produire les deux effets à la fois, selon la concentration à laquelle on les emploie.

Bornons-nous à citer quelques exemples.

1° Excitants des zoospores, etc. — On a observé que certains excitants chimiques, répandus inégalement dans l'eau où végètent des organismes libres et mobiles, provoquent un mouvement de ces derniers vers les

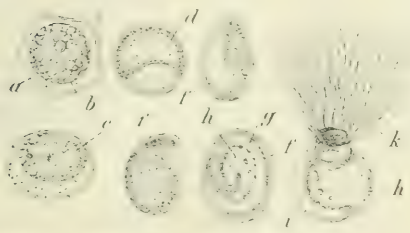


Fig. 863.

Fig. 864.

Fig. 863. — Formation des anthérozoïdes de l'Angioptéride (*Angiopteris evecta*, Filicinée). — *a*, membrane de la cellule mère de l'anthérozoïde; *b*, son noyau, à deux nucléoles ; *c*, noyau rapproché de la paroi ; *d*, le même arqué ; *f f*, cils vibratiles autour du noyau, face et profil ; *g*, corps spiralé, nucléaire, de l'anthérozoïde ; *f*, cils ; *h*, partie inerte nutritive du corps protoplasmique avec granules d'amidon ; *i*, corps définitif de l'anthérozoïde, traînant temporairement avec lui la vésicule *h* ; *k*, cils épanouis (gr. : 1050) (Guignard).

Fig. 864. — *a*, cellule mère d'un anthérozoïde de Polytric (Mousse), avec l'anthérozoïde encore enroulé sur lui-même ; *b*, anthérozoïdes libres, biciliés.

points de plus grande concentration, tant que celle-ci ne dépasse pas une certaine limite.

C'est ainsi que, pour les anthérozoïdes spiralés des Fougères (fig. 863, *ik*), qui tournent sur eux-mêmes autour de leur axe tout en s'avançant, plus ou moins brusquement, en direction rectiligne ou sinueuse, pour les anthérozoïdes des Sélaginelles, etc., l'excitant spécifique est la dissolution très étendue d'*acide malique* ou d'un malate (de 0,01 p. 100 à 0,1 p. 100). Il suffit de plonger dans le liquide de culture la pointe ouverte d'un tube capillaire, préalablement rempli du réactif, pour que ces gamètes viennent s'y accumuler.

Pour les anthérozoïdes des Mousses (fig. 864), l'excitant est, non plus l'acide malique, mais le *sucre de canne;* pour les zoospores des Saprolègnes, c'est l'*extrait de viande*.

On voit par là que les anthérozoïdes des Fougères peuvent être employés comme réactif, pour déterminer la présence ou l'absence d'acide malique dans un tissu.

Peut-être des attractions de ce genre sont-elles exercées sur les anthérozoïdes, lors de la formation des œufs, par les substances mucilagineuses, qui entourent les oosphères ou gamètes femelles immobiles des Algues et des Champignons, ce qui contribue à assurer la fusion des gamètes (fig. 868) : c'est apparemment là aussi le rôle du mucilage, qui déborde du col de l'archégone chez les Cryptogames vasculaires et les Muscinées.

Fig. 865. — Feuille de Rossolis (*Drosera rotundifolia*), montrant les nombreux tentacules sécréteurs, renflés à leur extrémité, qui couvrent la face supérieure du limbe.

A partir d'un certain degré de concentration, les excitants chimiques entravent, puis arrêtent le mouvement attractif des zoospores ou des anthérozoïdes, peut-être par suite d'une simple exosmose trop forte d'eau ; à plus haute dose encore, ils provoquent une répulsion.

Il est reconnu, d'autre part, que la dessiccation diminue l'irritabilité dans la Sensitive par exemple.

Lorsque la solution excitatrice considérée est uniformément répandue dans le liquide de culture, il y a encore excitation, mais sans orientation des corpuscules mobiles.

2° Excitants du Rossolis. — Plongées dans l'eau distillée, les tentacules du Rossolis (*Drosera*) (fig. 865 et 654) se recourbent nettement, surtout lorsqu'on élève la température, ce que l'on peut faire sans inconvénient jusqu'à 50° ; dans l'air, au contraire, ils demeurent insensibles aux variations thermiques.

L'eau exerce donc par elle-même une action excitatrice ; toutefois, les variations de température interviennent aussi pour l'augmenter ou la diminuer.

Dans l'eau de fontaine, au contraire, toujours plus ou moins minéralisée par divers sels, aucune réaction ne se produit, même à température élevée ; mais il suffit de faire bouillir l'eau, — ce qui entraîne la dissociation du bicarbonate de calcium et le dépôt de carbonate neutre, — pour la voir ensuite provoquer les mouvements, comme l'eau distillée. Cette dernière reste d'ailleurs aussi sans effet, pour peu qu'on l'additionne de bicarbonate calcique, tandis qu'elle agit, si elle ne renferme que de l'anhydride carbonique.

Le phosphate, le nitrate et l'acétate de calcium se comportent comme le carbonate.

Il résulte de là que les *sels de calcium exercent*, comme les anesthésiques, *une action paralysante* sur les tentacules du Rossolis. Aussi bien, cette plante ne végète-t-elle que dans les terrains marécageux pauvres ou dépourvus de calcaire, mais riches en silice.

L'excitant le plus puissant pour la mise en jeu des mouvements du Rossolis est le *phosphate d'ammonium* : ce réactif peut, dans une certaine mesure, combattre l'action inhibante des sels de calcium. Mais, déjà après un séjour de vingt-quatre heures dans une solution paralysante de nitrate ou d'acétate de calcium à $\frac{1}{500}$, le phosphate d'ammonium devient impuissant à provoquer une nouvelle courbure des tentacules : la plante reste frappée de rigidité.

Action du nitre sur les renflements moteurs. — Une action inhibante, analogue à celle dont il vient d'être parlé pour le Rossolis, peut être pratiquée sur les renflements moteurs des feuilles.

Ainsi, les coupes des renflements du Haricot, plongées dans l'eau, perdent peu à peu leur turgescence, par suite de l'exosmose des principes dissous. Or, il suffit d'ajouter au liquide une faible proportion de nitre pour que cet affaiblissement cesse de se produire : une solution de sucre, au contraire, ne s'y oppose pas. Il ne s'agit donc pas ici uniquement d'une exosmose d'eau et de substances dissoutes (sucre,... , mais bien, dans le cas du nitre, d'une sorte d'inhibition, d'imperméabilisation préalable du protoplasme, qui s'oppose à une diminution de turgescence en présence de l'eau, même après plusieurs heures de séjour dans cette dernière.

Action de l'oxygène sur l'irritabilité. — Citons encore, comme irritant physico-chimique, l'oxygène : à partir d'une certaine pression, il provoque la rigidité.

Ainsi, après un séjour d'environ une heure et demie dans l'oxygène pur à la pression atmosphérique, les étamines de la Berbéride (Épinevinette) (fig. 857) ne réagissent plus aux contacts ; mais elles reprennent leur sensibilité en présence de l'air libre.

Action des anesthésiques. — On sait déjà (p. 581) que les anesthésiques (éther, chloroforme), employés à dose ménagée, sont sans effet sensible sur la respiration, mais abolissent l'assimilation chlorophyllienne. Ces mêmes réactifs agissent aussi sur la sensibilité, mais d'une façon purement locale.

Une Sensitive, par exemple, placée sous une cloche de verre en présence d'une éponge imbibée de chloroforme (fig. 851), est peu à peu frappée de rigidité. Comme sous l'action des variations extrêmes de température, elle cesse de réagir d'abord aux contacts, tout en obéissant encore aux variations d'intensité lumineuse ; car, à l'obscurité, elle ferme ses feuilles et les ouvre de nouveau à la lumière. Ce n'est que plus tard, que les mouvements de veille et de sommeil, ainsi que les mouvements spontanés, sont à leur tour abolis.

Le retour de la plante à l'air libre rétablit peu à peu la sensibilité, à moins que l'anesthésie n'ait été trop prolongée.

3° **Excitants mécaniques.** — L'effet des chocs, pressions, piqûres sur le protoplasme, si net dans la Sensitive, dans les

étamines de l'Epine-vinette (fig. 857), dans les lobes stigmatiques de la Mimule (fig. 859), etc., a été précédemment étudié (p. 744).

Ajoutons seulement que l'excitabilité mécanique du protoplasme peut être directement prouvée, par l'examen microscopique d'une coupe, dans les plantes où la circulation protoplasmique est suffisamment active. Ainsi, une coupe fraîche de tige de Tradescantia, examinée au microscope dès qu'elle a été préparée, ne montre qu'un corps protoplasmique au repos ; mais, dès après quelques minutes, le mouvement circulatoire entre en jeu (p. 39).

Si ensuite on pratique une seconde section de la tige à la suite de la précédente, on constate dès l'abord, dans cette nouvelle coupe, l'existence de la circulation protoplasmique, ce qui tend à prouver que le mouvement ne préexistait pas dans l'organe au repos, du moins sous forme sensible, et par suite qu'il a été provoqué par le sectionnement.

L'action réflexe chez les plantes. — De tout ce qui précède, on peut conclure que les plantes sont le siège, à des degrés il est vrai très divers, de véritables actions réflexes, c'est-à-dire qu'elles effectuent des mouvements, consécutivement à des impressions.

En substituant parfois, dans l'étude des questions précédentes, le terme de sensibilité à celui d'irritabilité, on n'entend pas affirmer que les impressions exercées sur la plante par les agents ambiants, même dans le cas d'une réaction immédiate et profonde, soient accompagnées d'une élaboration sensorielle quelconque, d'un rudiment de perception ; tandis qu'on est amené à l'admettre pour les animalcules les plus simples (Infusoires, Polypes), à cause même de la modalité des mouvements.

Le mouvement d'un Infusoire offre une telle variété d'intensité, de forme, de direction ; il s'approprie si directement aux besoins de l'organisme, qu'il semble bien dominé par une ébauche de perception et de volonté. Celui d'une Bactérie, d'une zoospore d'Algue ou d'une Sensitive, au contraire, quel que soit l'excitant qui le mette en jeu, est marqué d'une régularité automatique ; il s'effectue, comme en répercussion pure et simple de l'excitation, sans apparence d'élaboration intime.

Même la fusion des gamètes (fig. 867 à 870), pourtant opérée en vue d'un but bien déterminé, savoir, la formation des œufs, n'implique aucune intervention consciente. Les mouvements de ces corpuscules reproducteurs se conçoivent, en effet, très bien comme de simples phénomènes d'affinité de matière, quelque chose comme les attractions magnétiques ou électriques de deux corps, chargés l'un positivement, l'autre négativement, ou encore comme les attractions exercées par les excitations chimiques (p. 753).

Bref, les réactions de mouvement, chez les plantes, apparaissent comme entièrement inconscientes.

HUITIÈME PARTIE

REPRODUCTION ET DÉVELOPPEMENT

I. — DÉFINITION DE LA REPRODUCTION EN GÉNÉRAL

Multiplication et reproduction proprement dite. — Au cours de son développement, la plante est normalement amenée, tôt ou tard, à consacrer une partie de son activité à l'élaboration de germes d'êtres nouveaux, qui assurent la permanence et la propagation de sa race : la plante procède alors à sa *reproduction*.

D'une manière générale, la reproduction s'opère suivant deux modes chez les végétaux :

1° soit par simple *dissociation*, et c'est alors à proprement parler la *multiplication végétative ;*

2° soit par *œufs*, nés d'une fusion de deux cellules, et c'est alors la *reproduction proprement dite*.

1. — Reproduction par dissociation. — Ce phénomène consiste en l'isolement de portions du corps ancien, de taille et de complexité variables, selon les plantes, et qui s'organisent ensuite en individus complets, s'ils n'offrent déjà au moment de leur séparation la conformation nécessaire à une vie durable. Il y a alors simplement, comme l'on dit, *multiplication végétative*.

Le *bouturage* et le *marcottage*, tant naturels qu'artificiels (p. 466), en sont des exemples.

Spores et zoospores. — La forme la plus fréquente et aussi la plus simple de ces tronçons multiplicateurs est représentée par les *spores* et les *zoospores*, corpuscules *unicellulaires*

neutres, les premiers immobiles (fig. 3, *c*), les seconds doués du mouvement ciliaire (fig. 866, *h*), et capables de se déve-

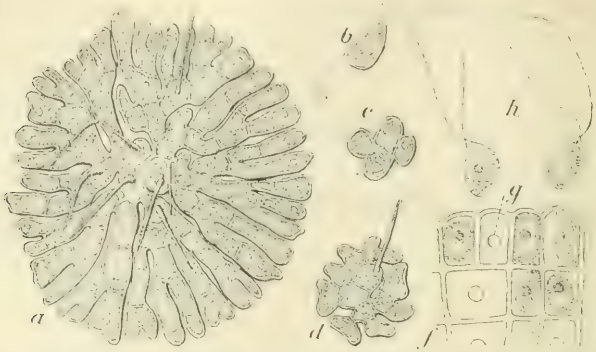


Fig. 866. — Coléochète (*Coleochaete soluta*) : Algue en forme de lame. — *a*, la plante entière (lame verte hérissée de pointes) ; *b*, spore fixée (issue de *h*) avec membrane cellulosique ; *c*, *d*, premiers états du thalle ; *h*, zoospores, nées isolément dans les cellules ; *g*, orifice de sortie de la zoospore ; *f*, cellules vides (gr. 250) (Pringsheim).

lopper chacun en un individu adulte, soit aussitôt après avoir été constitués, soit après une période de vie latente.

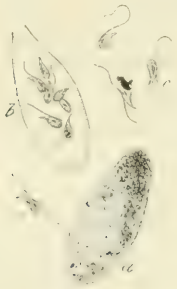


Fig. 867.

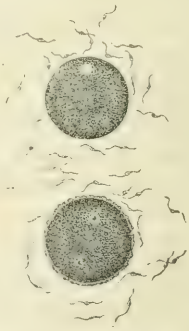


Fig. 868.

Fig. 867. — *a*, anthéridie mûre de Fucus, isolé ; *b*, sortie des anthérozoïdes ; *c*, anthérozoïdes libres (gross. 150).

Fig. 868. — Formation de l'œuf : oosphères brunes de Fucus, entourées d'anthérozoïdes (surtout l'inférieure) et observées dans l'eau (voy. *Algues*).

La multiplication par spores est à peu près générale chez les Thallophytes, et même, nombre de groupes (Bactériacées, ...) n'offrent pas d'autre mode de reproduction.

Les individus, nouvellement constitués ainsi par dissociation, ne diffèrent pas de ceux dont ils procèdent ; ils en offrent

toutes les propriétés et par suite en continuent simplement la race, à moins que des changements assez profonds ne surviennent dans leurs conditions d'existence, auquel cas des races nouvelles peuvent prendre naissance par adaptation.

2. — Reproduction par œufs. — Ce second mode est caractérisé par une différenciation préalable de deux sortes d'éléments cellulaires fig. 871, *m*, *n*, qui, isolément, sont incapables de développement, mais qui, au contraire, produisent un germe de plante nouvelle (*o*), lorsqu'ils se fusionnent deux à deux, protoplasme à protoplasme, sphères directrices à sphères directrices et noyau à noyau.

Fig. 869.

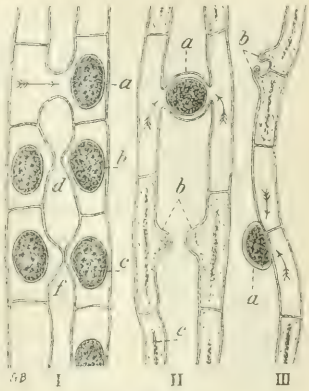


Fig. 870.

Fig. 869. — Formation isogame de l'œuf du Monostrome (*Monostroma bullosum*), petite Algue verte (gr. : 300). — *a*, gamètes ciliés semblables ; *b*, leur fusion bec à bec ; *c*, fusion longitudinale ; *d*, fusion complète des corps ; *f*, œuf formé. (La portion opposée aux cils est verte ; le bec, blanc ; il y a en outre un point rouge.)

Fig. 870. — Formation des œufs par isogamie. — I, Spirogyre (*Spirogyra varians*) ; *a*, œuf, entouré d'une membrane de cellulose ; *b*, gamètes qui ne se sont pas fusionnés, faute d'achèvement du pont *d* et qui se sont constitués à l'état de simples spores ; *f*, pont formé, mais non perforé ; *c*, gamètes devenus spores (Klebs). — II, Mésocarpe (*Mesocarpus parvulus*) ; *a*, œuf ; *b*, protubérances des deux cellules, préludant à sa formation ; *c*, lame chlorophyllienne axile (vue de profil. — III, *Mesocarpus pleurocarpus* ; *a*, œuf, formé latéralement ; *b*, début de sa formation.

On nomme *gamètes*, ces cellules génératrices polarisées fig. 869, *a* ; *œuf*, le produit de leur fusion *d*, *f*, seul capable de développement, et *fécondation*, le mécanisme par lequel cette fusion s'opère.

Selon le degré de différenciation des gamètes ou cellules génératrices, il y a lieu de distinguer la formation des œufs par *hétérogamie* et par *isogamie*.

1° **Hétérogamie**. — Chez toutes les Phanérogames, les Cryptogames vasculaires et les Muscinées, ainsi que chez bon nombre de Thallophytes (Fucus, fig. 867-868), l'un des gamètes, d'ailleurs plus gros, est immobile, tandis que l'autre, ordinairement cilié, va de son propre mouvement s'unir au précédent. Le premier est alors dit *gamète femelle* ou *oosphère ;* le second, *gamète mâle* ou *anthérozoïde*, et la reproduction est qualifiée d'*hétérogame*.

C'est le cas le plus différencié.

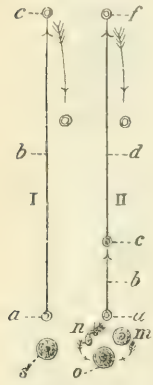


Fig. 871. — I, schéma du développement direct d'une spore (s) de Thallophyte : *a*, spore ; *b*, plante adulte ; *c*, nouvelles spores. — II, développement indirect de l'œuf, avec intercalation de diodes (Fougère,...) ; *o*, œuf ; *n*, gamète mâle (anthérozoïde) ; *m*, gamète femelle (oosphère) ; *c*, œuf ; *d*, tronçon végétatif (plante adulte) ; *f*, diodes ; *a*, diode en germination, donnant *b*, tronçon sexué (prothalle) ; *c*, œuf.

2° **Isogamie**. — Au contraire, chez diverses Algues (Spirogyre, Cladophore, etc., fig. 870) et Champignons (Mucorinées), les deux gamètes, qu'ils soient doués (fig. 869) ou non, du mouvement ciliaire, au lieu d'être nettement différenciés comme dans le cas précédent, offrent la même forme et la même taille, et en outre parcourent le même chemin pour s'unir : la reproduction est alors dite *isogame*.

Dans le cas d'*isogamie*, les qualités inverses, qui polarisent les gamètes et qui caractérisent les sexes, ne se traduisent par aucune différence morphologique sensible ; elles restent d'ordre purement intime, contrairement au cas de l'*hétérogamie*, où les sexes sont rendus apparents par la différence de taille et par la mobilité de l'un des gamètes. Ce n'est qu'exceptionnellement que l'oosphère est ciliée (fig. 862, *g*).

Remarquons toutefois que, chez certaines plantes isogames, notamment le Mucor et la Spirogyre (voy. *Thallophytes*), les *gamètes*, qui, dans ces deux plantes, représentent des contenus cellulaires entiers (fig. 870, I, *d*), offrent une si faible différenciation intime qu'ils sont encore capables chacun du *développement direct*, lorsque leur fusion vient à être entravée : ils se comportent alors comme de véritables spores (fig. 870, I, *c*), et par là constituent un *terme de passage entre les spores et les gamètes, et par suite les œufs*.

Développement indirect des œufs : diodes. — On a déjà fait remarquer (p. 5) que *la plante issue d'un œuf ne produit pas directement*, en règle générale, *de nouveaux œufs* (fig. 871, II) ; tandis qu'*une spore s'épanouit directement en une nouvelle plante sporifère* (fig. 871, I).

L'œuf (II, *e*) donne lieu simplement, en effet, comme on le constate si nettement chez les Cryptogames vasculaires et les Muscinées, à un tronçon de plante (*d*), qui engendre une sorte spéciale de spores (*f*), lesquelles à leur tour produisent en germant un second tronçon (*b*), seul générateur de gamètes et par suite d'œufs (*e*).

La plante totale (*af*) se compose ainsi de deux tronçons, placés bout à bout : l'un sexué (*b*), issu d'une des spores spéciales précédentes et produisant les œufs ; l'autre purement végétatif, producteur de ces mêmes spores et issu d'un œuf.

On a donné le nom de *diodes* ou *spores de passage* à ces boutures, intercalées de la sorte entre les deux tronçons de la plante totale, considérée d'œuf à œuf. Elles doivent être distinguées des *spores vraies*, puisque ces dernières se développent directement en une plante nouvelle sporifère.

Tantôt il n'existe qu'une seule sorte de diodes (*plantes isodiodées :* Mousses, Fougères), et alors les tronçons sexués qui en proviennent, dits encore *prothalles*, sont d'ordinaire *hermaphrodites*. Tantôt il s'en produit de deux sortes : les unes, plus petites, ou *microdiodes*, qui ne donnent que des *tronçons sexués* ou *prothalles mâles ;* les autres, moins nombreuses, dites *macrodiodes*, qui n'engendrent que des *tronçons sexués* ou *prothalles femelles*. Ce sont alors des *plantes hétérodiodées* (Hydroptéridées,...).

Microdiodes et macrodiodes peuvent encore être qualifiées de *diodes mâles* et de *diodes femelles*.

Une diode de Fougère, par exemple, donne, en germant sur le sol, un petit être vert transitoire, le *prothalle*, tronçon sexué très court (fig. 6, III, *a*), dans lequel se différencient les gamètes (anthérozoïdes et oosphères), et où par suite se produisent les œufs ; ceux-ci se développent ensuite en un organisme diodogène très développé, que l'on qualifie communément de Fougère adulte (fig. 6, III, *c* et I).

On verra, au cours de la partie cryptogamique de ce livre, que les diodes existent chez les Thallophytes, comme chez les Cryptogames vasculaires et les Mucinées.

Elles se produisent aussi chez les Phanérogames ; seule-

ment, dans ce dernier embranchement, elles exigent, pour être bien reconnues, notamment à cause de la petitesse des tronçons sexués qui en proviennent, une étude approfondie de la plante.

Œufs sans diodes. — Par exception, certaines Thallophytes engendrent des *œufs à développement direct* (fig. 870, *a* (voy. *Spirogyre*).

II. — APPAREIL REPRODUCTEUR DES PHANÉROGAMES

Définition. — Pour constituer ses œufs, la plante phanérogame différencie localement un groupes de feuilles (fig. 872, *d*).

Fig. 872.

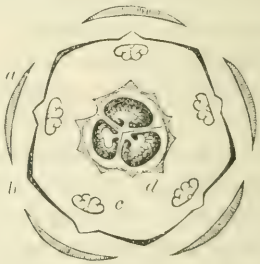


Fig. 873.

Fig. 872. — Fleur de Campanule Raiponce (*Campanula Rapunculus*). — *a*, bractée mère; *b*, pédicelle; *c*, ses bractées; *d*, fleur, à calice renversé.

Fig. 873. — Diagramme (coupe transversale) d'une fleur de Campanule. — *a*, sépales; *b*, pétales concrescents; *c*, étamines; *d*, pistil à trois carpelles concrescents.
Formule florale : 5S + [5P] + 5E + [3C]; la placentation est axile.

dont les plus intérieures, qui sont aussi les plus profondément modifiées, produisent, les unes les gamètes mâles et les autres les gamètes femelles.

Les feuilles génératrices mâles se nomment *étamines*; les feuilles femelles, *carpelles*.

Quant aux feuilles extérieures, qui diffèrent tout au plus des feuilles végétatives par leur éclat, elles sont simplement protectrices et, toutes ensemble, constituent le *périanthe*.

Le groupe entier ainsi défini n'est autre que la *fleur*.

Parties de l'appareil floral. — La fleur est insérée à l'extrémité d'un rameau, le long duquel les feuilles végétatives restent d'ordinaire très petites, si même elles ne manquent pas entièrement (Tulipe) : le rameau (fig. 872, *b*) se nomme *pédicelle floral ;* son extrémité, ordinairemnt renflée, *réceptacle ;* ses feuilles (*c*), parfois très développées (Tilleul, fig. 874, *a ;* Arum, fig. 742, I, *b* ; Anthurium), *bractées*.

Sans pédicelle, la fleur est dite *sessile* (Plantain).

Ainsi, *fleur proprement dite*, *pédicelle* et *bractées*, voilà les parties de l'appareil reproducteur de la plante.

La figuration de la section transversale des diverses pièces florales, dans leur position relative naturelle, se nomme *diagramme floral* (fig. 873).

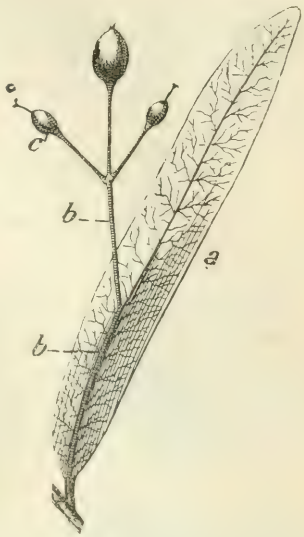


Fig. 874. — *a*, bractée du Tilleul ; *bb*, pédicelle de l'inflorescence ; *c*, fruit.

Division du sujet. — Considérons successivement :

1° La *morphologie de la fleur en général*, puis ses principaux modes de groupements ou *inflorescences ;*

2° La *morphologie spéciale du périanthe, de l'androcée et du gynécée ;*

3° Le *développement des cellules sexuelles* ou *gamètes ;*

4° La *formation des œufs*.

Cette étude une fois faite, nous serons amenés tout naturellement à nous occuper de la *fructification*.

SECTION I

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DE LA FLEUR

CHAPITRE PREMIER

CONFORMATION DE LA FLEUR

Définition. — La fleur offre des degrés divers de complexité. Elle est dite *complète* ou *incomplète*, selon qu'elle renferme à la fois le périanthe, les étamines et les carpelles, ou qu'elle manque de l'un ou l'autre de ces groupes d'organes : *hermaphrodite*, lorsque les deux sortes d'organes sexués sont

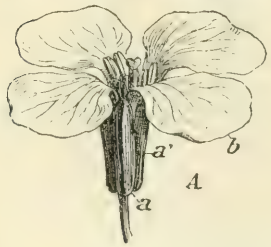


Fig. 875.

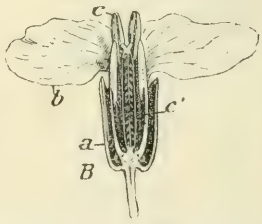


Fig. 876.

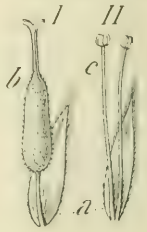


Fig. 877.

Fig. 875 et 876. — Fleur de Giroflée. — *A*, entière ; *a*, renflement basilaire des deux sépales latéraux ; *a'*, sépales antérieur et postérieur ; *b*, corolle cruciforme. — *B*, coupe verticale ; *c*, longues étamines (4) ; *c'*, petites étamines (2), situées en face de *a*, sépales latéraux.

Fig. 877. — I, fleur femelle du Saule ; *a*, bractée ; *b*, pistil à 2 stigmates. — II, fleur mâle ; *c*, les deux étamines.

présents dans la même fleur, ce qui est toujours le cas pour les fleurs complètes (Rose, Giroflée, fig. 875) ; *unisexuée*, lorsque, avec ou sans périanthe, la fleur ne renferme que les organes mâles ou seulement les organes femelles (Chêne, Saule, fig. 877) ; *stérile*, lorsqu'elle manque entièrement de feuilles reproductrices et par suite se trouve réduite à un périanthe, ou seulement à des bractées (Blé, fig. 908, *B*).

1° Fleur complète verticillée. — Les organes d'une fleur complète sont groupés le plus souvent en *quatre verticilles*, très rapprochés sur le réceptacle, et qui *alternent* régulièrement entre eux, comme les verticilles de feuilles purement végétatives (p. 306).

Le verticille extérieur ou *calice* (fig. 875, *A*, *a*) comprend de petites feuilles vertes sessiles, les *sépales;* le second ou *corolle*, partie brillante de la fleur (*b*), est formé des *pétales*, feuilles ordinairement plus développées que les sépales et

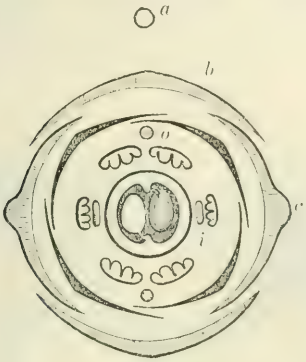


Fig. 878.

Fig. 879.

Fig. 878. — Diagramme de la Giroflée. — *a*, axe qui porte la fleur; *b*, sépale postérieur; *c*, sépale latéral, renflé à la base; *i*, nectaires, placés à la base des courtes étamines; *o*, autres nectaires, voisins des groupes de longues étamines; au centre, pistil à deux carpelles, deux placentas latéraux, et encore uniloculaire.

Fig. 879. — Pistil de Primevère. — *a*, réceptacle; *b*, ovaire à placenta central; *c*, style; *d*, stigmate.

colorées autrement qu'en vert. Le calice et la corolle constituent le *périanthe* de la fleur.

Le troisième verticille (*B.c*) ou *androcée* comprend l'ensemble des *étamines*, feuilles sexuelles mâles, et le verticille central ou *gynécée* ou *pistil* (fig. 879), l'ensemble des *carpelles*, feuilles génératrices femelles, et germes de fruits.

Ajoutons que les verticilles floraux peuvent *se dédoubler*. Il n'est pas rare, par exemple, de rencontrer deux verticilles alternes d'étamines (Liliacées, fig. 881, *c*, *c'*; Papilionacées).

Siège des gamètes. — Dans le renflement terminal ou *anthère* des étamines (fig. 877, *c*) prennent naissance les *grains de pollen*, corpuscules mâles, ordinairement composés de deux cellules, dont l'une est génératrice de deux *gamètes mâles*. Ces derniers peuvent être qualifiés d'*anthéro*

zoïdes, bien qu'ils ne soient qu'exceptionnellement ciliés (Ginkgo, Cycas, p. 903).

Pareillement, des corpuscules femelles ou *sacs embryonnaires*, mieux encore, comme l'on verra plus loin, *cellules mères d'endosperme*, se différencient au sein des *ovules*, massifs cellulaires ovoïdes (fig. 879, *b*), nés sur les carpelles ; ces cellules mères ordinairement au nombre d'une seule par ovule, se cloisonnent en d'autres, composant précisément l'endosperme, et c'est

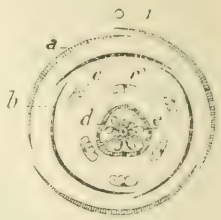


Fig. 881.

Fig. 880.

Fig. 882.

Fig. 880. — Inflorescence de Lis ; *a*, bractées.

Fig. 881. — Diagramme de la fleur du Lis. — *i*, axe qui porte la fleur; *a*, sépales; *b*, pétales; *c*, *c'*, les deux verticilles trimères d'étamines; *d*, pistil tricarpellé; *e*, ovules sur placentas axiles.

Fig. 882. — Pistil du Lis. — *a*, ovaire tricarpellé; *b*, style; *c*, stigmate trilobé.

l'une des cellules endospermiques (parfois plusieurs), qui est appelée à constituer une *oosphère*, cellule génératrice ou *gamète femelle*.

Or, la formation de l'œuf (fig. 871, *o*) consiste proprement en la fusion de la cellule génératrice mâle (*n*) avec la cellule génératrice femelle (*m*).

Dès après l'accomplissement de ce phénomène, le pistil se développe en *fruit*, tandis que les ovules se changent en

graines, pourvues chacune d'une plantule rudimentaire ou *embryon*, issue du développement de l'œuf.

Remarquons dès maintenant que les *grains de pollen* et les *cellules mères d'endosperme* ne sont pas autre chose, respectivement, que des *microdiodes* et des *macrodiodes*, entièrement comparables à celles des Cryptogames vasculaires : elles apparaîtront nettement comme telles à la suite de l'étude de ces dernières plantes (voy. *Cryptogames vasculaires*).

2° Fleurs incomplètes. — La conformation des fleurs incomplètes se rattache à plusieurs types, selon le nombre et la nature des verticilles manquants.

Fig. 883.

Fig. 884.

Fig. 883. — *a*, chatons mâles du Chêne ; *d*, fleur mâle isolée (9 étamines et involucre) ; *g*, fleur pistillée ; *b*, jeunes fruits avec leur cupule ; *c*, fruits mûrs.

Fig. 884. — *c*, chatons mâles du Coudrier ; *d*, inflorescence femelle (les styles, au nombre de deux par pistil, sortent du bouton) ; *a*, fleur pistillée (bractée et pistil) ; *b*, fleur staminée (bractée et 8 étamines).

Le périanthe peut y être *simple*, c'est-à-dire ne comprendre qu'un seul verticille, considéré alors ordinairement comme calice (Anémone, fig. 978), au lieu des deux verticilles normaux, qui composent le périanthe *double*.

Qu'elle soit monopérianthée ou dipérianthée, la fleur peut manquer, soit d'étamines, soit de carpelles ; ce qui donne

une fleur *périanthée pistillée* ou *périanthée staminée*, selon le cas (Courge, fig. 999 ; Figuier, fig. 886).

Quand le périanthe manque entièrement, la fleur est dite *nue* ou *apérianthée*, et alors, tantôt *hermaphrodite* (Graminées), tantôt *mâle* (Noisetier, fig. 884, *b*), ou *femelle* (Saule, fig. 877,

Fig. 885.

Fig. 886.

Fig. 887.

Fig. 888.

Fig. 885. — I, Inflorescence en grappe d'épillets du Brome dressé (*Bromus erectus*) (grand. naturelle). — II, épillet de 5 fleurs, isolé : *a*, *b*, glumes ; *c*, glumelles. — III, fleur isolée ; *a*, glumelle inférieure aristée ; *b*, glumelle supérieure ; *c*, étamines pendantes ; *d*, pistil. — IV, *a*, *b*, glumelles ; *c*, étamines ; *d*, pistil à deux stigmates plumeux.

Fig. 886. — Fleur staminée du Figuier (4 ou 5 sépales ; 4 ou 5 étamines).

Fig. 887. — Fleur pistillée du Figuier (4 sépales ; pistil).

Fig. 888. — Coupe de la fleur à pistil, montrant l'ovule suspendu dans l'ovaire.

Bouleau), selon que les organes sexuels s'y trouvent réunis, ou que l'une des deux sortes manque. Dans ce dernier cas, la fleur peut se trouver réduite à une étamine ou un carpelle, avec ou sans bractée (Saule, Coudrier, fig. 884, *a*, *b*), parfois entourée d'un involucre (Chêne, fig. 883, *d*).

Chez les *Graminées*, la fleur (fig. 885) est hermaphrodite nue, sauf exceptions (Maïs...), et consiste simplement en un verticille de trois étamines (IV, *c*) et un pistil unicarpellé (*d*). Elle est protégée par des bractées, savoir, deux

glumelles (III, *a*, *b*) et deux *glumellules* (fig. 909, *g*), ces dernières beaucoup plus petites, et chaque groupe de fleurs ou *épillet* (fig. 885, II) porte lui-même à sa base deux bractées (*a*, *b*), les *glumes* plus ou moins longues selon les genres.

L'épillet du Blé comprend quatre fleurs, dont la plus élevée est stérile (fig. 908, *B*) ; celui du Brome en renferme un plus grand nombre (fig. 885).

Plantes monoïques et dioïques. — Quand les fleurs sont unisexuées, la plante est qualifiée de *monoïque* ou de *dioïque*, selon que les deux sortes de fleurs sont portées par le même individu, ou au contraire réparties sur des individus distincts. Ainsi, un Chêne, un Châtaignier, un Maïs, produisent sur certaines branches des fleurs mâles, et sur d'autres branches des fleurs femelles ; un Dattier, un Saule, au contraire, offrent des pieds exclusivement mâles, et d'autres exclusivement femelles.

Le réceptacle concave du Figuier, qui devient charnu à la maturité (figue), abrite à la fois des fleurs staminées (fig. 886) et des fleurs pistillées (fig. 887).

Dans une plante normalement hermaphrodite, il arrive que certaines fleurs deviennent unisexuées, par avortement des étamines ou des carpelles : la plante est alors dite *polygame*.

Les fleurs incomplètes les plus fréquentes sont les fleurs unisexuées à périanthe simple, ou seulement à involucre.

Fig. 889. — Pistil du Magnolier (*Magnolia Yulan*) après la chute des autres pièces de la fleur. — *a*, insertion des sépales ; *b*, des pétales ; *c*, insertion spiralée des nombreuses étamines ; *d*, des nombreux carpelles (grandeur nat.).

Fleurs verticillées et fleurs spiralées. — Dans certaines plantes dicotylédones, les pièces ou feuilles florales, au lieu d'être groupées en verticilles, suivant la règle ordinaire, sont insérées isolément le long d'une ligne spirale qui contourne le réceptacle.

Ce mode, qui rappelle l'insertion des feuilles végétatives alternes, caractérise les Magnoliacées (Magnolier, Tulipier), les Renonculacées, les Nympheacées (fig. 1019), etc. Il est particulièrement net dans l'androcée et le gynécée des Renon-

cules et des Anémones (fig. 978) ; dans la fleur entière du Magnolier, dont les nombreuses pièces sont échelonnées en spirale serrée le long d'un réceptacle conique très développé (fig. 889) ; dans les trois premiers verticilles de la fleur du Nymphéa blanc, où l'on passe, par transitions morphologiques graduées, des sépales aux pétales, et des pétales aux

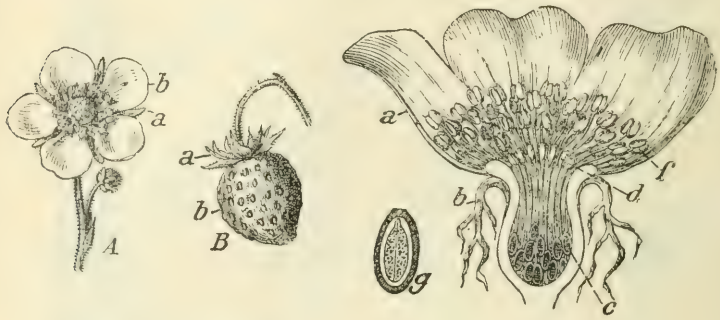


Fig. 890. Fig. 891. Fig. 892.

Fig. 890 à 891. — *A*, fleur du Fraisier; *a*, calice; *b*, corolle rosacée. — *B*, fruit; *a*, calice et involucre; *b*, réceptacle charnu, couvert d'akènes.

Fig. 892. — Fleur de Rosier (*Rosa canina*). — *a*, corolle; *b*, sépales laciniés; *c*, nombreux carpelles dans la coupe réceptaculaire; *d*, stigmates; *f*, étamines; *g*, akène avec embryon dicotylédoné.

étamines (fig. 1019) ; enfin dans le pistil du Fraisier, dont les très nombreux carpelles dessinent à la maturité sur la fraise (fig. 890, *B*, *b*) une spire à tours de plus en plus rapprochés, à mesure que l'on s'approche du sommet du réceptacle charnu.

Réceptacle. — Le réceptacle floral est ordinairement arrondi, ou conique (Crucifères), et c'est alors à des niveaux de plus en plus élevés, quoique très rapprochés, que s'insèrent les verticilles successifs.

Il peut être aussi sensiblement aplati en manière de table, ou concave, en forme de coupe plus ou moins largement ouverte (Rosier) : dans ce dernier cas (fig. 892, *c*), le fond de la coupe correspond au sommet des réceptacles coniques ordinaires, et son bord à leur base.

Réceptacle du Rosier. — C'est du reste ce que montre le développement de la fleur du Rosier. Le réceptacle est en effet tout d'abord faiblement convexe (fig. 893, I, *c*), et les sépales naissent, comme à l'ordinaire, sur son pourtour, sous forme d'autant de petits mamelons isolés (*a*).

Mais le pourtour du réceptacle ne tarde pas à être le siège d'une croissance active qui l'élève au-dessus du sommet, et c'est ce qui donne lieu à l'ébauche de la coupe (II). Le bord de cette dernière, qui porte déjà les sépales, produit ensuite plus intérieurement les pétales (*b*) et les nombreuses étamines (*c*) ; enfin seulement, dans la concavité de plus en plus

marquée *f*, se montrent les carpelles, qui tapissent la coupe à peu près entièrement.

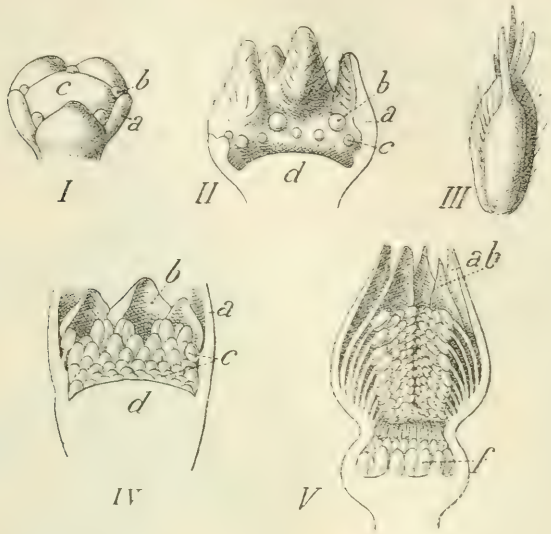


Fig. 893 à 897. — Organogénie de la fleur du Rosier (*Rosa alpina*). — I, *a*, sépales; *b*, ébauche des pétales; *c*, réceptacle encore nu. — II, *c*, apparition de deux mamelons d'étamines, de chaque côté des pétales (*b*). — III, bouton au moment de l'apparition des carpelles. — IV, *c*, étamines plus nombreuses; *d*, réceptacle avec mamelons carpellaires au centre. — V, *a*, sépales; *b*, pétales; *f*, carpelles plus développés, remplissant la coupe réceptaculaire en voie de formation (Payer).

Disque nectarifère. — Le réceptacle produit parfois, entre les verticilles floraux successifs, d'ordinaire entre l'androcée et le gynécée, des émergences glandulaires ou *nectaires* (p. 562), qui sont tantôt unies en une sorte de bourrelet circulaire (fig. 898), tantôt libres (fig. 878, *i*, *o*).

On donne à cette formation le nom de *disque floral* (p. 562); elle est fréquente chez les Rutacées (Citronnier, Rue : *disque annulaire*); chez les Térébinthacées [Boswellie (arbre à encens), Balsaméa (arbre à myrrhe) : *disque annulaire festonné*]; chez les Célastracées (Fusain), etc.

Fig. 898. — Fleur de Citronnier. — *a*, calice; *b*, corolle. — Le pistil est entouré à sa base (en blanc) par un disque nectarifère annulaire; en pointillé, les faisceaux libéroligneux.

Cupule. — La cupule du Chêne (fig. 883, *c*), qui entoure le pistil de la fleur femelle et plus tard la base du gland; celles, hérissées de piquants, du Châtaignier et du Hêtre, qui recouvrent entièrement un petit glomérule de fleurs et qui s'ouvrent en valves, lorsque les fruits inclus arrivent à maturité, etc., sont des productions de la portion du pédicelle qui avoisine immédiatement le réceptacle.

Fleur régulière ou irrégulière. — La fleur est *régulière* ou *actinomorphe*, lorsque chacun de ses verticilles, quel que soit d'ailleurs le nombre de pièces qui le composent, est symétrique par rapport à l'axe floral (Lis, fig. 881) ; elle est *irrégulière* ou *zygomorphe*, lorsqu'un verticille au moins cesse d'être symétrique par rapport à cet axe, pour ne plus l'être que par rapport à un plan (Légumineuses, fig. 939).

Des inflorescences

Définition. — Les groupements de fleurs ou inflorescences sont *pluriflores* ou *uniflores*.

Fig. 899. — Schémas d'inflorescences. — *a*, épi simple ; *f*, fleur ou fruit ; *i*, bractée. — *b*, grappe simple. — *c*, ombelle simple ; *i*, involucre ; *f*, fleurs. — *d*, ombelle composée ; *o*, ombellules. — *e*, corymbe.

1° Le plus ordinairement, le pédicelle floral est ramifié et porte une fleur, non seulement à son extrémité, mais encore à chacune de ses ramifications : l'*inflorescence* est alors dite *groupée* ou *pluriflore*.

On la qualifie en outre de *terminale* (fig. 885, I) ou d'*axillaire* (fig. 900), selon que le pédicelle principal est constitué par la portion terminale de la tige (tige principale ou branche) (Vigne, Giroflée), ou qu'il provient exclusivement du développement d'un bourgeon situé à l'aisselle d'une feuille (Lamier, Lavande, Menthe).

Le pédicelle principal de l'inflorescence (fig. 915, *c*) présente toujours à sa base une feuille végétative (*a*), tandis que ses ramifications offrent simplement des bractées (*b*, *d*).

2° Parfois le pédicelle floral, constitué comme précédemment, ne se ramifie pas et ne porte en conséquence qu'une seule fleur, située à son extrémité ; l'inflorescence est alors dite *solitaire* ou *uniflore* (fig. 902). Ici encore, elle peut être

terminale (Tulipe, Galanthe, Narcisse), ou axillaire (Violette, Capucine, Camélier).

On voit que les diverses inflorescences solitaires d'une même plante, comme d'ailleurs les inflorescences groupées, dont elles représentent une réduction, sont séparées les unes des autres,

Fig. 900.

Fig. 901.

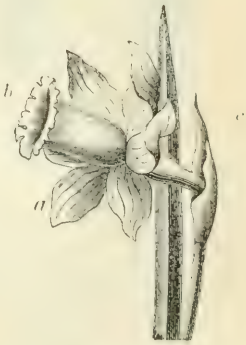


Fig. 902.

Fig. 900. — Lamier blanc. — *a*, feuilles opposées; *b*, glomérules axillaires de fleurs labiées (réduit).

Fig. 901. — Grappe simple du Groseillier. — *a*, bractées.

Fig. 902. — Fleur solitaire de Narcisse (*Narcissus pseudo-Narcissus*, Amaryllidée). — *a*, périanthe à six divisions, prolongé à la gorge par une couronne ligulaire (*b*) ; *c*, bractée et feuille.

par des feuilles végétatives normales, tandis que les diverses fleurs d'une inflorescence groupée ne sont séparées que par des bractées (fig. 901, *a*), qui d'ailleurs peuvent avorter.

Inflorescences groupées. — Elles se rattachent à deux types principaux : la *grappe* et la *cyme*.

1° La *grappe* (fig. 899, *b*) est caractérisée, par ce que le pédicelle principal donne un assez grand nombre de pédicelles

secondaires plus petits, qui à leur tour produisent des pédicelles tertiaires, etc.

Quand la ramification ne s'effectue qu'une seule fois, la grappe est dite *simple* (Groseillier, fig. 901; Peuplier, fig. 903, *3*); quand elle se répète, la grappe est *composée* (Lilas, Vigne).

2° Dans la *cyme* (fig. 913 et 914), le pédicelle principal se borne à produire un petit nombre de pédicelles secon-

Fig. 903 à 905.

Fig. 906.

Fig. 903 à 905. — *1*, chaton mâle du Charme; *a*, bractée cilicé, abritant le groupe d'étamines; *2*, partie d'un chaton mâle de Noyer; cercle de 6 bractées, entourant le groupe d'étamines; *3*, partie d'une grappe de fruits du Peuplier (*Populus Ontariensis*); *a*, capsule; *b*, la même plus âgée, ouverte, donnant issue aux graines cotonneuses (Grand. nat.).

Fig. 906. — Corymbe d'Aubépine (*Cratægus Oxyacantha*).

daires, un ou deux seulement d'ordinaire, qui, à leur tour, engendrent un ou deux pédicelles tertiaires, etc. Si les pédicelles d'ordre successif sont ici peu nombreux, par contre, ils gagnent en vigueur, au point de dépasser l'extrémité du pédicelle qui les porte, d'où résulte pour l'ensemble de l'inflorescence un aspect particulier.

La cyme est d'ordinaire *composée*, c'est-à-dire que les pédicelles secondaires se ramifient, comme le pédicelle principal.

I. — Grappe : ses modifications. — De la grappe dérivent l'*épi*, le *corymbe*, l'*ombelle* et le *capitule*. Ces inflorescences sont, tantôt simples, tantôt composées.

1° Epi. — Dans l'*épi simple* (fig. 899, *a*), les fleurs sont *sessiles* sur le pédicelle unique (Plantain, Poivrier).

Les épis simples unisexués se nomment *chatons* (chatons mâles du Noisetier (fig. 884, *c*), du Charme, du Noyer (fig. 903, *2*), du Chêne

fig. 883, *a*) ; chatons mâles et chatons femelles du Saule, de l'Aulne, du Bouleau].

Quand le même pédicelle porte inférieurement des fleurs pistillées sessiles et plus haut des fleurs staminées, comme c'est le cas chez les Aroïdées, l'épi mixte se nomme *spadice* (fig. 742) ; il est enveloppé d'une large bractée, verte et tachetée dans l'Arum (I, *b*), blanche et en cornet dans le Richardia, rouge écarlate et étalée dans l'Anthurium.

Fig. 907.

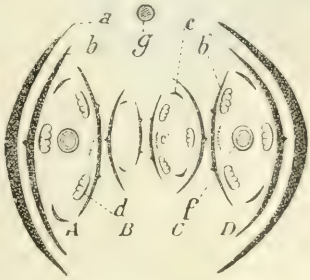


Fig. 908.

Fig. 909.

909 *bis*.

Fig. 907. — Épi composé de Blé. — *a*, épillets ; *b*, *b'*, glumes ; *c*, glumelle interne parinervée ; *c'*, glumelle externe imparinervée et aristée.

Fig. 908. — Diagramme d'un épillet de Blé. — *A*, *D*, fleurs complètes ; *C*, fleur staminée ; *B*, fleur sup. stérile ; *g*, axe de l'épi ; *a*, glumes ; *b*, *b'*, glumelles ; *c*, glumellules ; *c'*, troisième glumellule (Bambou....) ; *d*, étamines ; *f*, pistil.

Fig. 909. — *A*, fleur de Blé ; *a*, *a'*, glumelles ext. et int. ; *b*, étamines (3) ; *c*, pistil à 2 stigmates plumeux. — *B*, *d*, pistil isolé ; *g*, glumellules ; *b*, étamine.

Fig. 909 *bis*. — *a*, Anis cultivé (*Pimpinella Anisum*, Ombellifère) ; *b*, fruit (diakène), velu, avec ses deux stigmates ; *d*, section transversale, montrant les canaux sécréteurs.

[On trouve aussi une spathe à la base de la grappe composée des Palmiers : elle y devient parfois ligneuse (fig. 743, *a*) et peut acquérir un énorme développement.]

L'*épi composé* est une réunion d'épis simples (*épillets*), insérés sur un pédicelle unique (Blé, fig. 907 ; Seigle,...).

2° **Corymbe.** — Le corymbe simple (fig. 899, *e*) diffère simplement de la grappe en ce que les pédicelles secondaires, nés à l'aisselle des

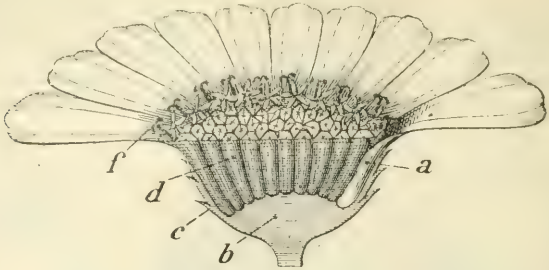


Fig. 910. — Coupe d'un capitule de Marguerite (*Leucanthemum*). — *a*, fleur ligulée ; *b*, réceptacle ; *c*, involucre ; *d*, fleurs tubuleuses ; *f*, les deux stigmates.

bractées, se développent tous à peu près à la même hauteur (Poirier, Abricotier, Aubépine, fig. 906).

3° **Ombelle.** — Ici, les pédicelles secondaires partent tous en divergeant du sommet du pédicelle principal et offrent sensiblement la même longueur (fig. 899, *c*).

Cette inflorescence, qui a donné son nom à la famille des Ombellifères, est d'ordinaire *composée* (fig. 899, *d*), c'est-à-dire formée d'un groupe d'ombelles simples

Fig. 911.

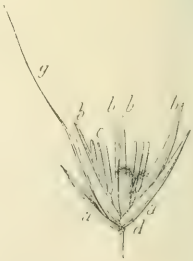


Fig. 912.

Fig. 911. — Inflorescence en grappe d'épillets de l'Avoine élevée ou Fromental (*Arrhenatherum elatior*) (grand. nat.) ; *a*, épillets.

Fig. 912. — Epillet grossi, à deux fleurs, l'une complète, l'autre seulement staminée. — *a*, *a*, glumes inégales : *b*, *b* (à gauche), glumelles de la fleur mâle ; *c*, ses étamines ; *g*, arête de la glumelle inf. ; *b*, *b* (à droite), glumelles de la fleur complète ; *d*, pistil à deux stigmates plumeux.

ou *ombellules*, toutes insérées à l'extrémité du pédicelle principal (Carotte, Persil). On trouve l'*ombelle simple* dans la Sanicle, etc.

La collerette de bractées (*i*) qui termine le pédicelle primaire se nomme *involucre* : celle qui termine les pédicelles propres des ombellules (*i'*), *involucelle*. Ces bractées sont souvent en nombre moindre que les pédicelles floraux ; ainsi l'Ethuse Petite Ciguë, qui offre de 5 à 10 pédicelles primaires, n'a qu'une seule bractée à l'involucre, et trois seulement pour les nombreux rayons de chaque ombellule. L'involucre peut manquer entièrement à la plante adulte (Cerfeuil), et même, dans quelques genres, il n'y a ni involucre, ni involucelles (Anis, fig. 909 *bis*, Céleri).

4e Capitule. — Dans le capitule (fig. 910), qui caractérise la famille des Composées, les fleurs, ordinairement nombreuses et groupées en

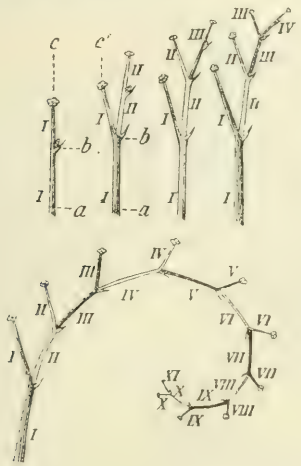


Fig. 913.

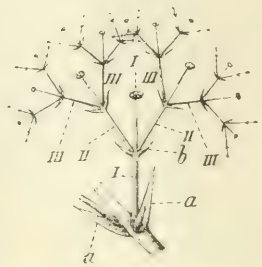


Fig. 914.

Fig. 913. — Formation de la cyme florale hélicoïde (la tige principale, ainsi que chaque rameau, sont terminés par une fleur). — *b*, feuille et bourgeon axillaire (donnant le rameau II) ; les rameaux successifs I, I ; II, II ;... sont alternativement représentés en noir et en blanc. La portion rectiligne hétérogène I-XI est un sympode scorpioïde.

Fig. 914. — Schéma de la cyme bipare simple. — *a*, *a*, feuilles mères de deux inflorescences ; — I, pédicelle principal, terminé par une fleur ; *b*, bractées opposées ; — II, II, pédicelles secondaires, terminés par une fleur ; etc.

tête, sont sessiles à l'extrémité même du pédicelle unique de l'inflorescence (Camomille, Pâquerette).

Le réceptacle des capitules, d'ordinaire très élargi (*b*), est tantôt hémisphérique (Camomille), tantôt aplati (Artichaut) ; les bractées (*c*) qui le bordent et qui sont disposées en un ou plusieurs rangs, selon les genres, représentent l'involucre du capitule. Ces bractées forment avec le réceptacle la partie comestible de l'Artichaut.

Inflorescences hétérogènes. — Notons que, dans les inflorescences composées, le genre d'inflorescence peut changer à chaque ordre de ramification du pédicelle floral.

Par exemple, dans l'Avoine (fig. 911), le Brome (fig. 885) et d'autres Graminées encore, le pédicelle principal se ramifie d'abord en grappe

plus ou moins lâche, tandis que les pédicelles suivants s'organisent en épis simples : l'inflorescence est alors une *grappe d'épis*.

Dans la Tanaisie, le Millefeuille, et d'autres Composées, c'est une *grappe de capitules ;* etc.

2. — Cymes. — Les cymes sont d'ordinaire *unipares* ou *bipares*, c'est-à-dire que chaque pédicelle donne un seul ou deux pédicelles de l'ordre suivant, toujours terminés par une fleur.

1° Cyme unipare. — Cette inflorescence (fig. 913 et 343) se développe ordinairement en *sympode* (p. 258), c'est-à-dire que les portions infé-

Fig. 915. — Grappe de cymes bipares de l'Erythrée rameuse (*Erythræa ramosissima*, Gentianacée). — *a*, *a*, feuilles opposées; *c*, cymes bipares, qui partent de leur aisselle; *b*, *b*, bractées opposées de ces cymes, d'où partent des pédicelles secondaires opposés (*d*); etc.

rieures (I, *ab*,...) des rameaux successifs, portions situées au-dessous de la bractée (*b*), d'où part le rameau suivant (II,... , se placent petit à petit dans le prolongement les unes des autres, pour simuler un rameau unique (fig. 913, I-XI et 343, O-VI , alors qu'en réalité on a affaire à une succession de tronçons, nés les uns des autres. Les portions terminales (I, *bc*,...) de ces mêmes rameaux, avec les fleurs qui les terminent, semblent ainsi n'être que de simples productions latérales de ce rameau sympodique en apparence unique, ce qui simule une grappe.

On reconnaît immédiatement la cyme unipare à ce que les fleurs, par suite même du mode de formation de l'inflorescence, se trouvent *en opposition avec leurs bractées mères*, et non à leur aisselle, comme s'il s'agissait d'une grappe ; ces bractées sont parfois fort petites.

Remarquons maintenant que, comme dans la tige ordinaire (p. 259), tantôt les rameaux successifs naissent toujours à droite ou toujours à

gauche les uns par rapport aux autres, auquel cas le sympode est rectiligne ou ondulé, et les fleurs se succèdent le long du sympode en une spirale régulière (Hémérocalle, fig. 343) ; tantôt au contraire les rameaux successifs naissent alternativement à droite et à gauche, à faible écart angulaire, toujours par conséquent sur un même côté de l'inflorescence, et alors le sympode est plus ou moins recourbé en crosse, les fleurs se trouvant toutes insérées sur le côté convexe (Myosotis, Héliotrope, fig. 913).

Autrement dit, la cyme est *homodrome* ou *hélicoïde*, dans le premier cas ; *antidrome* ou *scorpioïde*, dans le second.

2° Cyme bipare. — Dans cette seconde forme de cymes (fig. 914), chaque pédicelle produit deux rameaux opposés de l'ordre suivant, qui ne tardent pas à le dépasser ; l'inflorescence va ainsi en s'évasant peu à peu.

Dans l'Erythrée Petite-Centaurée (*Erythræa Centaurium*) (fig. 915), on a un exemple de *cyme bipare composée* (grappe de cymes bipares).

Inflorescences solitaires groupées en cyme. — Dans le cas de l'inflorescence solitaire terminale, les diverses inflorescences uniflores, nées à la suite les unes des autres, se disposent en cymes unipares ou bipares, selon que les feuilles de la plante sont isolées ou opposées.

La différence avec les cymes précédentes est qu'ici le pédicelle floral, terminé par une fleur unique, confine inférieurement à une ou deux feuilles normales, et non à des bractées.

Inflorescences définies ou indéfinies. — Les inflorescences du type de la grappe sont qualifiées parfois d'*indéfinies*, parce que les pédicelles successifs, et surtout le pédicelle principal, s'accroissent pendant un temps relativement long et détachent latéralement un nombre de plus en plus grand de rameaux des divers ordres, ce qui les amène à produire tardivement leur fleur terminale, sinon même pas du tout.

Fig. 916. — Grappe composée de Lilas.

Les cymes, au contraire, sont qualifiées d'inflorescences *définies*, parce que les pédicelles successifs se terminent de bonne heure par une fleur, ce qui limite leur croissance.

Dans toutes ces inflorescences, les *fleurs s'épanouissent ordinairement de bas en haut*, sur le pédicelle principal, comme sur les pédicelles successifs (grappe), ou, ce qui revient au même, de dehors en dedans (ombelle, capitule). Dans les cymes en particulier, c'est d'abord la fleur du pédicelle principal qui s'ouvre, puis successivement celles des rameaux.

Par exemple, dans une grappe composée de Lilas (fig. 916), les fleurs les plus âgées sont à la base de l'inflorescence, au voisinage immédiat du pédicelle principal, tandis que les fleurs superficielles, plus jeunes, sont d'âge décroissant de la base au sommet de la grappe.

Par exception, les inflorescences de quelques espèces s'épanouissent de haut en bas, ou à la fois vers le haut et le bas, à partir de la région moyenne de l'inflorescence.

Épanouissement de la fleur. — C'est dans le bouton encore fermé (fig. 917) que s'organisent les verticilles flo-

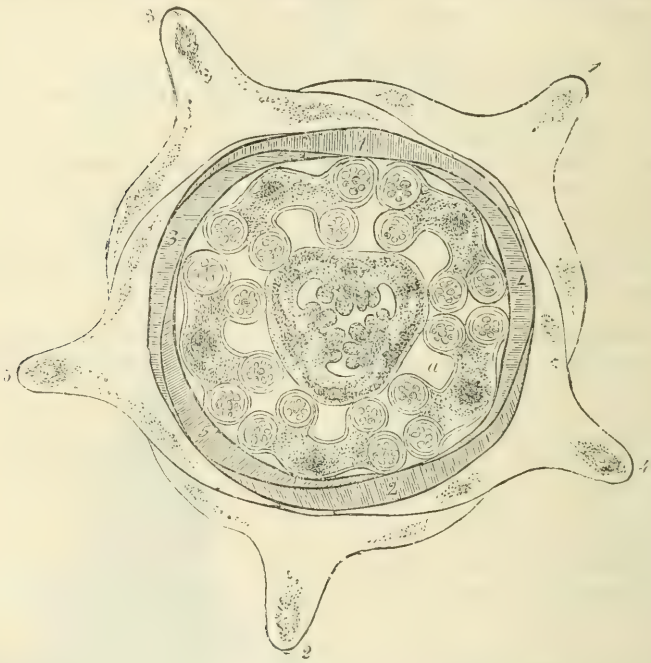


Fig. 917. — Coupe transversale d'un bouton de Passiflore. — *1, 2*, sépales et pétales externes; *3, id.*, internes-externes; *4, 5*, internes (préfloraison quinconciale). En dedans, 5 étamines (*a*), à 4 sacs polliniques (préfloraison valvaire) et un ovaire à trois placentas pariétaux (gr. : 5).

raux et que les pétales acquièrent les premières traces des nuances qui les caractérisent à l'état de complet épanouissement.

Ce n'est que lorsque les étamines et les carpelles ont achevé leur développement, que la corolle s'épanouit et donne libre accès à l'air ambiant.

L'épanouissement des fleurs ne s'opère d'ordinaire, dans

les plantes annuelles et dans les plantes vivaces à feuillage caduc (arbres), qu'après le renouvellement du feuillage. Il n'est pas rare pourtant que les fleurs apparaissent les premières, comme dans le Tussilage, qui émet dès le mois de mars ses tiges florifères, toutes parsemées de bractées ; dans le Pêcher, l'Orme, le Peuplier ; tel encore le Magnolier, qui, au premier printemps, couvre ses rameaux, encore dénudés, de larges fleurs blanches.

La *durée* de l'épanouissement est très variable.

a) On qualifie la plante d'*éphémère*, quand la fleur ne reste épanouie que pendant une journée (*éphémères diurnes*) ou pendant une nuit (*éphémères nocturnes*) ; après quoi, la corolle se ferme et se flétrit. Dans la Belle-de-nuit (*Mirabilis*), par exemple, la corolle s'ouvre seulement le soir et se ferme le matin suivant, pour se flétrir aussitôt ; les énormes fleurs des Cierges (*Cereus* : Cactées), qui atteignent parfois 25 et 30 centimètres de diamètre dans les serres, s'épanouissent de même le soir, en juillet, et se ferment le lendemain : ce sont là des éphémères nocturnes.

Au contraire, les Cistes, divers Lins, etc., sont éphémères diurnes ; dans ces dernières espèces, la fleur reste à peine épanouie pendant quelques heures.

b) Chez d'autres plantes, la fleur, dite alors *vivace*, reste plus longtemps épanouie, et dans ce cas le périanthe est fréquemment doué de mouvements nyctitropiques, ou spontanés (Ornithogale, fig. 843) (p. 729).

Les imposantes fleurs de Victoria (*V. regia*), étalées à la surface des aquariums des serres chaudes, d'abord blanches, puis rouges, ne s'ouvrent au moment de la formation des œufs que pendant deux nuits consécutives, en exhalant alors leur parfum de vanille : elles restent fermées pendant toute la journée intermédiaire.

Au cours de la seconde matinée, elles se ferment définitivement et se fanent.

Dans l'Onagre (*Œnothera Lamarckiana*), les fleurs s'ouvrent aussi le soir, après le coucher du soleil. Le lendemain, les pétales, de jaunes qu'ils étaient, prennent au soleil une teinte rougeâtre et se flétrissent, en retombant les uns sur les autres ; le surlendemain, ils achèvent de se dessécher, et tout le périanthe, au-dessus de l'ovaire infère (p. 822), se détache, par suite de la gélification de membranes au niveau de la jonction du tube calicinal et de l'ovaire.

D'autres espèces à fleurs vivaces gardent ces dernières jour et nuit épanouies (Cerisier).

Ajoutons qu'une plante, qui est éphémère diurne, quand son épanouissement se fait en plein soleil dans un milieu à la fois chaud et sec, peut devenir persistante, si elle végète à l'humidité et à l'ombre (Liseron), la transpiration étant moins active dans ces dernières conditions.

Influence de la chaleur : forçage des fleurs. — Grâce à une température et une humidité convenables, l'éclosion des boutons floraux peut être hâtée et obtenue en quelque sorte à toute époque de l'année, comme le prouve la floraison hivernale du Lilas, de la Viorne Obier ou Boule de neige (*Viburnum Opulus*), de la Tulipe, de la Giroflée, etc.

Lorsque la corolle est normalement colorée autrement qu'en blanc, ces nouvelles conditions d'existence apportent une entrave au développement des pigments, qui peuvent même cesser entièrement de se produire, en sorte que la fleur reste blanche. Ce développement hâtif des fleurs, accompagné de changements de nuances et réalisé en grand dans les serres pour le Lilas, porte le nom de *forçage*.

Lilas forcé. — Pour obtenir le Lilas forcé ou Lilas blanc, il suffit de maintenir la plante à la température constante d'environ 22 degrés.

Si, avec cela, l'humidité de l'atmosphère est assurée, la floraison s'accomplit en deux ou trois semaines, et les grappes de fleurs n'élaborent aucune trace du pigment rose normal ; les feuilles restent délicates, d'un vert tendre, plus ou moins pâle, selon l'éclairement de la serre ou de la cave.

Quand la durée de la période d'épanouissement dépasse une vingtaine de jours, résultat que l'on obtient en abaissant la température, les fleurs apparaissent colorées, et leurs nuances sont d'autant plus vives que le retard apporté à la floraison est plus long, la plante se trouvant ainsi graduellement ramenée aux conditions naturelles.

On sait d'autre part, d'accord avec ces faits, que les plantes arctiques et alpines se distinguent aussi des espèces analogues des régions tempérées par un plus grand éclat de leurs fleurs.

Influence des radiations les plus réfrangibles sur la floraison. — Les radiations violettes et ultraviolettes exercent sur la floraison une action stimulante très remarquable.

Parmi les plantes particulièrement sensibles au manque de ces radiations, on peut citer la Capucine, la Lobélie, etc.

Pour s'en rendre compte, on dispose exactement, dans la paroi de deux chambres noires, une petite cuve de verre

à faces parallèles (fig. 918, *a*), éloignées l'une de l'autre de quelques centimètres : dans l'une de ces cuves, on verse une solution de sulfate de quinine, substance qui absorbe énergiquement les radiations ultraviolettes, en devenant fluorescente; dans l'autre, simplement de l'eau pure. On place ensuite dans ces chambres de jeunes plants de Capucine, développés en pots, à l'obscurité.

Dans les deux dispositifs, les plantules étiolées verdissent après une journée d'insolation et développent pendant quelque temps leurs organes végétatifs d'une manière sensiblement égale; plus tard pourtant, les plants de la cuve à eau prennent l'avance et produisent plus de feuilles que ceux éclairés seulement par la lumière qui a été tamisée par le sulfate de quinine.

Au bout d'environ deux mois de végétation, les plants de la caisse à eau portent de nombreux boutons, qui s'épanouissent pleinement, si l'expérience se prolonge; au contraire, on n'en observe pas, ou très peu, dans la caisse à quinine, et ils ne s'ouvrent pas.

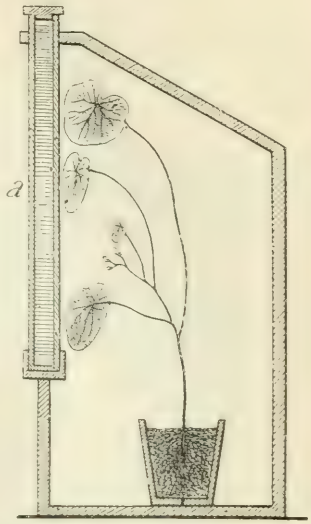


Fig. 918. — Influence des diverses radiations sur la floraison. — La plante (Capucine), placée dans une chambre close aérée, à parois opaques, ne reçoit que la lumière qui a traversé l'écran liquide *a* (solution de sulfate de quinine,...) (Sachs).

L'élimination des radiations violettes et ultraviolettes entraîne donc la cessation de la floraison : c'est probablement que ces radiations chimiques favorisent dans les organes végétatifs l'élaboration de certains *principes anthogéniques*, dont dépend le développement de la fleur.

Développement de la fleur et du fruit à l'obscurité. — Lorsque le bouton floral d'une Capucine, d'un Haricot, est placé à l'obscurité complète et que les autres organes de la plante restent exposés à la lumière, la fleur, dont la nutrition reste la même qu'à l'état normal, se développe comme si elle était éclairée, et sa corolle acquiert les mêmes nuances. Pareillement, le pistil se transforme en fruit (Courge, fig. 919).

La floraison s'effectue encore normalement, lorsque la plante entière est maintenue à l'obscurité, à condition qu'elle renferme une provision suffisante de principes nutritifs. C'est le cas pour les bulbes de Jacinthe

et de Tulipe ; les feuilles qu'ils produisent restent jaunes, mais les fleurs se colorent des teintes normales.

Orientation de la fleur. — On nomme *côté supérieur* ou *côté postérieur* de la fleur (fig. 968 et 881), le côté le plus rapproché

Fig. 919. — Développement du fruit de la Courge (*Cucurbita*) à l'obscurité. — La portion de tige qui croît dans la chambre obscure produit des fleurs et des fruits, grâce aux produits issus de l'assimilation chlorophyllienne des feuilles éclairées (Sachs).

de l'axe (*i*) qui porte le pédicelle floral : *côté inférieur* ou *antérieur*, le côté opposé, qui correspond à la bractée ou feuille mère (fig. 968, *c*) ; *plan médian* de la fleur, le plan antéro-postérieur : enfin *diagramme floral*, la figuration de la section transversale des divers verticilles, dans leur position relative naturelle (p. 841).

CHAPITRE I

LE PÉRIANTHE

1. — Morphologie externe. — Le périanthe est dit *simple* ou *double*, selon qu'il est réduit au calice (Anémone), plus rarement à la corolle (Vigne), ou qu'il comprend les deux verticilles à la fois.

1° Conformation. — Les sépales sont d'ordinaire sessiles, c'est-à-dire réduits à un limbe; ceux du Gui et d'autres

Fig. 920.

Fig. 921.

Fig. 922.

Fig. 920. — Fleur de Muflier (*Antirrhinum majus*). — *a*, calice court; *b*, tube de la corolle; *c*, lèvre inférieure; *d*, lèvre supérieure.

Fig. 921. — Primevère officinale. — *a*, calice gamosépale, en sac; *b*, corolle gamopétale régulière.

Fig. 922. — Passage des étamines aux pétales dans un Œillet double. — *a*, pétale; *b*, pétale plus intérieur; *c*, *d*, *id.*, plus rétrécis encore, avec demi-anthère; *f*, étamine normale.

Loranthinées sont concrescents avec les anthères et par suite *pollinifères* (p. 803).

Les pétales offrent au contraire souvent un pétiole ou *onglet* (Œillet, fig. 922, *a*), et parfois une petite *languette ligulaire* entre le limbe et l'onglet; l'ensemble des languettes, libres

dans les Silènes et les Lychnis (fig. 805, II, *a*), soudées en manchon dans les Narcisses (fig. 902, *b*), forme la *couronne*.

Dans l'Hellébore, les pétales, au nombre de cinq à dix, offrent la forme spéciale de cornets (fig. 924).

2° **Nombre.** — Les sépales et les pétales sont habituellement au nombre de *cinq* (fig. 921), par verticille, *chez les Dicotylédones* (Caryophyllées, fig. 923; Solanées, fig. 967), parfois

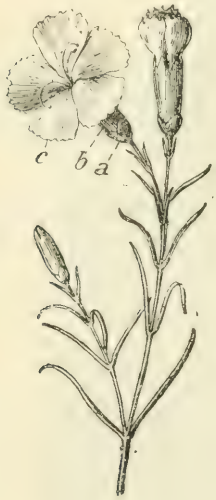


Fig. 923.

Fig. 924.

Fig. 923. — Fleur d'Œillet. — *a*, bractées; *b*, calice gamosépale; *c*, corolle; en dedans, les deux styles.

Fig. 924. — Fleur d'Hellébore (Renonculacée). — On voit le large calice pétaloïde; puis les pétales (de 5 à 10) en forme de cornet; les nombreuses étamines; enfin, au centre, cinq carpelles libres.

de quatre seulement (Crucifères, fig. 875), et au nombre de *trois chez les Monocotylédones* (Iridées, Palmiers).

Il n'est pas rare toutefois que le nombre des sépales soit inférieur à celui des pétales : dans les Papavéracées (Pavot), par exemple, le calice comprend deux sépales seulement (fig. 599, *a*), alors que la corolle a quatre pétales.

Dans les fleurs spiralées, il existe ordinairement plus de cinq pétales ; on en trouve par exemple dix-huit dans le Nymphéa blanc (fig. 1019).

Les sépales et pétales peuvent être entièrement libres, ou plus ou moins confluents par concrescence (p. 788) : d'où la

distinction du *calice dialysépale* (Renoncule, fig. 1, *a*) et *gamosépale* (Primevère, fig. 921, *a*) ; de la *corolle dialypétale* (Giroflée) et *gamopétale* (Campanule, fig. 931).

Ces différences sont à considérer dans la classification ; la gamopétalie caractérise les plantes les plus élevées.

3° Développement du périanthe. — En règle générale, les *sépales* du calice *naissent successivement* sur le réceptacle (fig. 893), ainsi que les pétales des corolles irrégulières (Haricot, Pois) ; tandis que, dans les corolles régulières, les *pétales apparaissent simultanément*, sous forme d'autant de mamelons. Par exception, les sépales naissent en même temps, lorsqu'ils ne sont qu'au nombre de deux (Pavot), et ils apparaissent par paires successives, lorsqu'ils sont au nombre de quatre (Crucifères).

Chez les Dicotylédones, les mamelons originels des pétales (fig. 893, *b*) se forment un certain temps après ceux des sépales ; chez les Monocotylédones, l'intervalle entre les deux formations est sensiblement plus court.

Que le calice adulte soit gamosépale ou dialysépale, les *mamelons originels sont toujours libres* ; il en est de même pour les pétales. Ces mamelons croissent ensuite, pendant un temps ordinairement court, par leur sommet, comme les feuilles ordinaires (p. 331) : après quoi, l'élongation s'effectue grâce au jeu d'une zone génératrice transverse, située plus ou moins bas dans l'organe : elle s'opère souvent d'une manière précipitée pour la corolle, au moment même de l'épanouissement de la fleur, lorsque le calice et les organes sexuels sont déjà constitués.

Cette apparition tardive du verticille corollin semble indiquer que, dans la constitution progressive des organes floraux au cours des temps, la corolle a apparu ultérieurement aux autres verticilles : qu'en d'autres termes, les fleurs ont existé d'abord et peuvent d'ailleurs exister encore sans corolle, avec des étamines et des carpelles normaux, mais que l'existence de la corolle implique celle des organes sexuels.

L'épanouissement de la corolle est due à une élongation prédominante sur la face interne des pétales, ce qui donne lieu à une courbure épinastique (voy. *Epinastie*, p. 426).

Mécanisme de la concrescence. — Quand les pièces du calice ou celles de la corolle sont unies entre elles, la concres-

cence (*gamosépalie* ou *gamopétalie*) vient de ce que la zone génératrice d'allongement des sépales ou des pétales s'établit, non vers le sommet de ces organes, comme lorsqu'ils doivent rester libres, mais à leur base même contre le réceptacle. Là, toutes ces zones se rejoignent, grâce à l'entrée en jeu du parenchyme réceptaculaire qui leur est interposé, ce qui donne une zône génératrice circulaire continue; à partir de ce moment, cette dernière produit une formation en couronne (fig. 921 *b*), surmontée seulement de lobes plus ou moins marqués, représentant les mamelons originels des pièces du périanthe, plus ou moins accrus.

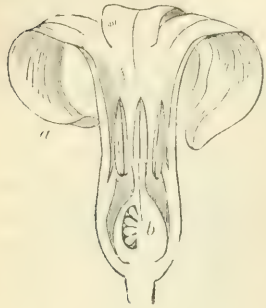


Fig. 925. — Fleur de Jacinthe, à ovaire supère, à périanthe gamophylle (*a*) et filets d'étamines concrescents au périanthe; au centre, pistil à ovaire triloculaire et à placentation axile (*b*).

Chez diverses Monocotylédones, les trois sépales s'unissent bord à bord avec les trois pétales alternes, pour constituer un périanthe gamophylle, terminé par six divisions (Jacinthe, Asperge, Muguet) (fig. 925).

Calice pétaloïde. — Le calice, ordinairement vert, peut offrir les mêmes teintes que la corolle. Dans la Berbéride, par exemple (fig. 857), on trouve six sépales, ainsi que deux ou trois bractées, colorés en jaune, comme les six pétales : le *calice* est dit *pétaloïde*.

Il arrive même que le périanthe se réduise à un calice pétaloïde, parfois fort développé, comme dans l'Hellébore (fig. 924), dans l'Anémone (fig. 978) et le Bégonia.

Fig. 926. — Fleur de Dauphinelle (Pied-d'Alouette). — *a*, calice pétaloïde; *c*, éperon du sépale supérieur; *b*, corolle.

Dans la Tulipe, la Jacinthe et la généralité des Liliacées, les six pièces du périanthe représentent deux verticilles trimères, l'extérieur calicinal, à naissance successive, l'intérieur corollin, à naissance simultanée. Pourtant, dans le Lis (fig. 880), le périanthe peut être considéré comme simple et calicinal, si l'on en juge par le mode de naissance successif de ses six pièces.

Dans certaines espèces, les pétales se colorent en vert.

comme les sépales, par exemple dans l'Ophrys araignée, le Listéra et d'autres Orchidées encore.

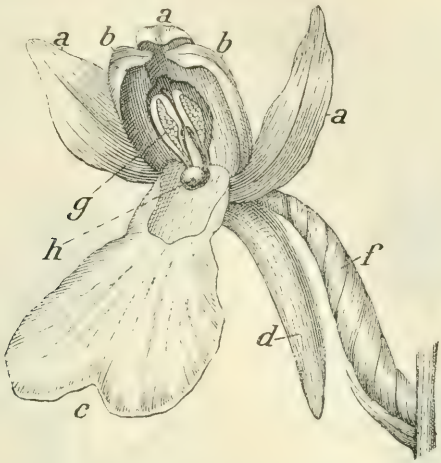


Fig. 927. — Fleur d'Orchis. — *a*, sépales; *b*, pétales supérieurs; *c*, labelle ou pétale ant.; *d*, son éperon; *f*, ovaire infère tordu; *g*, les deux pollinies de l'anthère; *h*, rétinacle du stigmate.

La fleur du Galanthe ou Perce-neige (*Galanthus nivalis*) offre

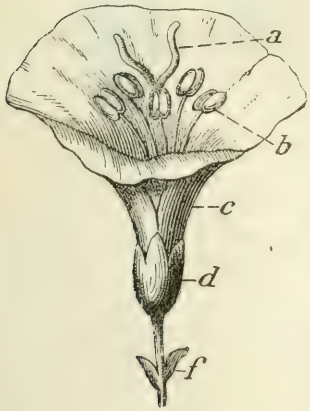


Fig. 928.

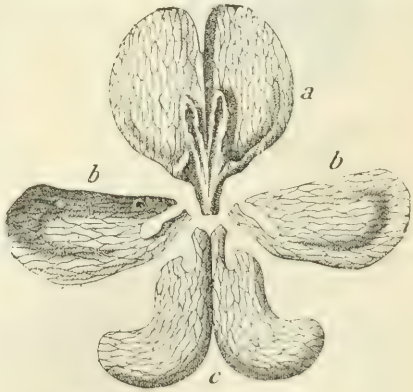


Fig 929.

Fig. 928. — Liseron des champs (*Convolvulus arvensis*). — *a*, styles; *b*, étamines; *c*, corolle infundibuliforme; *d*, calice; *f*, bractées.

Fig. 929. — Pétales étalés de la corolle papilionacée de la Gesse (*Lathyrus sativus*). — *a*, pétale sup. ou *étendard*; *b*, pétales latéraux ou *ailes*; *c*, pétales inférieurs concrescents ou *carène*.

trois pétales striés de vert en dedans, et marqués en dehors

d'une tache de même couleur : les trois sépales, beaucoup plus grands, sont au contraire uniformément blancs.

Irrégularité du périanthe. — Le calice et la corolle sont dits *réguliers* ou *irréguliers*, selon que leurs pièces constitutives sont égales ou inégales.

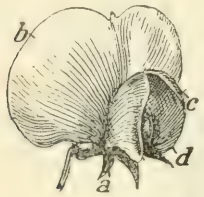


Fig. 930.

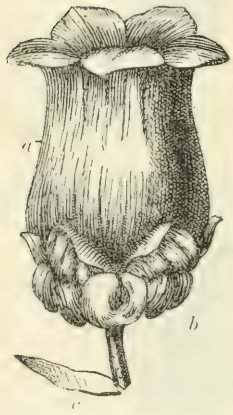


Fig. 931.

Fig. 932.

Fig. 930. — Fleur du Pois. — *a*, calice; *b*, étendard; *c*, ailes; *d*, carène.

Fig. 931. — Fleur de Campanule carillon (*Campanula Medium*). — *a*, corolle; *b*, calice boursouflé; *c*, bractée.

Fig. 932. — Fleur de Lamier blanc (*Lamium album*, Ortie blanche). — *a*, calice à 5 dents; *b*, *b'*, lèvres de la corolle labiée; *c*, étamines didynames; *d*, stigmates; *f*, ovaire supère; *g*, calice fendu, montrant le fruit (tétrakène).

L'inégalité résulte parfois du prolongement de certains sépales ou pétales en tubes, nommés *éperons* (fig. 926, *c*). Dans la Capucine, par exemple, c'est le sépale postérieur, d'ailleurs plus développé, qui s'allonge en éperon nectarifère ; il en est de même dans la Dauphinelle. Dans la Violette, la Linaire, les Orchidées (fig. 927, *d*), c'est un pétale. L'Ancolie (Renonculacée) a ses cinq pétales prolongés en éperon.

Principales formes de corolles. — Les formes de corolles sont importantes à considérer dans la classification botanique.

Les plus importantes sont :

1° Parmi les formes dialypétales régulières, la *corolle cruciforme*, (fig. 875), formée de quatre pétales à long onglet : Crucifères (Giroflée) ; la *corolle caryophyllée* (fig. 923), avec cinq pétales à long onglet : Caryophyllées (Œillet) ; la *corolle rosacée*, dont les cinq pétales portent un onglet court : Rosacées (Pommier, Fraisier) (fig. 890) ;

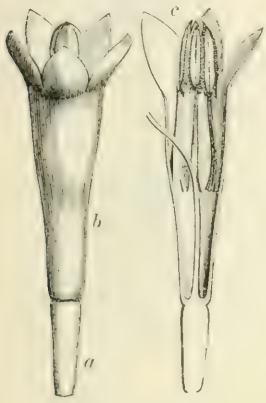


Fig. 933.

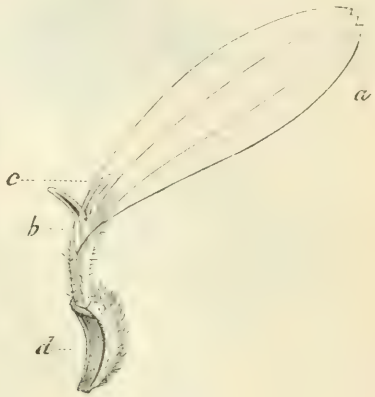


Fig. 934.

Fig. 933. — Fleur tubuleuse du centre du capitule de la Marguerite ; à gauche entière ; à droite, en coupe, style sectionné. — *a*, ovaire infère ; *b*, tube de la corolle ; *c*, étamines syngénèses.

Fig. 934. — Fleur ligulée du pourtour. — *a*, languette de la corolle ; *b*, style ; *c*, stigmates ; *d*, ovaire infère (pas d'étamines).

2° Parmi les formes dialypétales irrégulières, citons la *corolle papilionacée* (Légumineuses papilionacées, fig. 929 et 930) ;

3° Parmi les formes gamopétales régulières, la *corolle tubuleuse* (Aloès, fig. 351 ; diverses Composées, fig. 933 et 935) ; *campanulée* (Campanule, fig. 931 ; Belladone) ; *infundibuliforme* ou en entonnoir (Liseron, fig. 928) ; *rotacée*, c'est-à-dire à tube court, étalée en roue (Bourrache, fig. 240) ; *hypocratériforme* ou étalée sur un tube long (Lilas, Troène) ;

4° Enfin, parmi les formes gamopétales irrégulières, on remarque la *corolle labiée* (fig. 932), à tube divisé supérieurement en une *lèvre supérieure* (*b*) à deux pétales, en forme de capuchon, et une *lèvre inférieure* (*b'*), qui comprend les trois autres pétales (Labiées : Serpollet, Lamier) ; la *corolle ligulée* (fig. 934) ou en languette (diverses Composées), à tube prolongé supérieurement en une simple languette, à trois dents (Marguerite) ou à cinq dents (Chicorée).

Préfloraison du périanthe. — La disposition des sépales, ainsi que des pétales, les uns par rapport aux autres dans le bouton, en un mot la *préfloraison*, varie avec les espèces et diffère souvent aussi pour les sépales et les pétales d'une même fleur.

La préfloraison est dite :

Valvaire, quand les sépales ou pétales se touchent simplement bord à bord (calice de la Mauve), disposition propre aussi aux étamines (fig. 917, *a*) ;

Indupliquée ou *rédupliquée*, quand ces bords se replient en dedans ou en dehors ;

Fig. 935.

Fig. 936.

Fig. 937.

Fig. 935. — Capitule de Bluet (*Centaurea Cyanus*).

Fig. 936. — Fleur tubuleuse du centre du capitule ; on voit le manchon bleu des 5 anthères, surmonté des deux stigmates du pistil.

Fig. 937. — Fleur irrégulière du pourtour, stérile.

Tordue (fig. 968, *b*), quand chaque pièce est recouverte d'un côté et recouvrante de l'autre (corolle du Lin, de la Mauve, du Datura, de la Morelle ou Pomme de terre) ;

Imbriquée simple, quand une pièce est entièrement recouvrante, une autre contiguë entièrement recouverte, et les autres recouvrantes d'un côté, recouvertes de l'autre (corolle de Cochléaria) ;

Imbriquée quinconciale (fig. 938), lorsque, sur cinq feuilles, deux sont externes, deux internes, et une interne-externe (Rosier, Poirier, Passiflore, fig. 917) ;

Imbriquée vexillaire (fig. 939), lorsque, sur cinq feuilles, la feuille supérieure est recouvrante, tandis que les deux latérales sont recouvertes d'un

côté, et de l'autre recouvrent les deux feuilles inférieures (corolle des Papilionacées) ;

Imbriquée cochléaire, quand le pétale supérieur est recouvert (fig. 881, *a*), un autre recouvrant, les autres mixtes (Césalpinier) ;

Chiffonnée, lorsque les feuilles, déjà très développées avant l'épanouissement du bouton, sont repliées irrégulièrement sur elles-mêmes (pétales du Pavot).

Durée du périanthe — Après la formation des œufs, la corolle ne tarde pas à se flétrir.

Le calice, lui aussi, est parfois éphémère (Cerisier, Amandier) ; mais fréquemment il subsiste jusqu'à la maturité du fruit (Labiées, Citron-

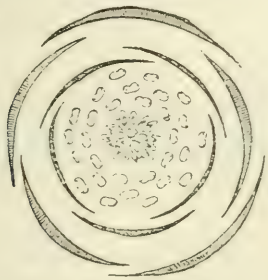


Fig. 938.

Fig. 939.

Fig. 938. — Diagramme d'une fleur de Renoncule, avec nombreuses étamines et nombreux carpelles non soudés. Le calice et la corolle sont à préfloraison quinconciale.

Fig. 939. — Diagramme d'une fleur de Papilionacée. — En noir, corolle à préfloraison vexillaire ; des 10 étamines, la supérieure seule est libre ; au centre, pistil unicarpellé, symétrique par rapport au plan médian.

nier), en s'accroissant même dans certains cas (Morelle) ; de là la distinction des calices *caducs*, *persistants* et *accrescents*.

Un curieux exemple de calice accrescent est celui du Coqueret (*Physalis Alkekengi*, Solanée), qui se développe en un large sac rouge, beaucoup plus volumineux que la baie incluse.

2. — Structure du pédicelle et du périanthe. — 1° Le *pédicelle* floral offre la structure générale de la tige végétative (fig. 940, *I*), parfois avec quelques modifications : les faisceaux libéroligneux notamment peuvent y augmenter ou diminuer de nombre.

Chez diverses Monocotylédones, par exemple, où la tige renferme plusieurs cercles concentriques de faisceaux, le pédicelle peut n'en offrir qu'un seul (Ail, Jacinthe).

Chez certaines Dicotylédones, c'est l'inverse qui a lieu. Ainsi, le pédicelle floral des Euphorbiacées contient, comme la tige proprement dite, une écorce collenchymateuse et un

anneau libéroligneux : mais on remarque, en outre, dans la moelle du pédicelle, des faisceaux libéroligneux surnuméraires, à bois dirigé vers l'extérieur.

Ailleurs, les faisceaux, unis en anneau dans la tige ordinaire, se dissocient dans le pédicelle, ou réciproquement.

2° Les *sépales* et les *pétales* offrent la structure des feuilles

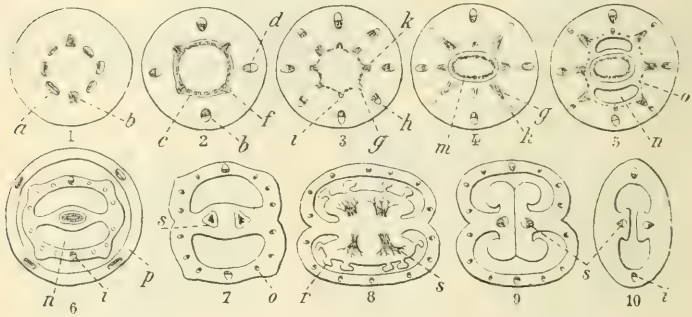


Fig. 940. — Formation successive des faisceaux libéroligneux dans les divers verticilles floraux du Forsythia (*Forsythia suspensa*). — 1, coupe du pédicelle floral, au-dessous de l'insertion apparente du calice; *a*, faisceaux du pédicelle; *b*, faisceaux sépalaires médians, en voie de sortie. — 2, *c*, faisceaux constitués en anneau libéroligneux; *d*, *b*, faisceaux sépalaires latéraux et médians, dans l'écorce; *f*, origine des faisceaux sépalaires marginaux, alternes avec les précédents, et coalescents avec les pétalaires. — 3, les sépalaires marginaux (*g*) se séparent des pétalaires (*h*); *k*, faisceaux staminaux; *i*, faisceaux médians carpellaires. — 4, niveau un peu plus élevé; *m*, cercle libéroligneux central. — 5, *n*, loges ovariennes, apparues avant que le calice ne soit isolé (ovaire demi-infère); *o*, faisceaux carpellaires secondaires. — 6, le calice (*p*), puis la corolle se séparent de l'ovaire infère. — 7, l'anneau libéroligneux se dissocie en deux arcs (*s*), à structure concentrique (bois central), et qui représentent chacun deux faisceaux placentaires géminés. — 8, ces derniers (*s*) se séparent et donnent de nombreuses branches aux ovules (*r*). — 9, plus haut, au niveau des derniers ovules, les faisceaux placentaires redeviennent simples et collatéraux, à bois extérieur; la cloison médiane est apparente. — 10, plus haut encore, les faisceaux carpellaires secondaires disparaissent, puis les placentaires (*s*); il ne reste plus que les deux carpellaires médians (*i*), qui continuent leur marche dans le style (Grélot).

centriques (fig. 457), c'est-à-dire que leur parenchyme est homogène, creusé de méats plus ou moins développés, et leur épiderme stomatifère sur les deux faces; on n'y observe pas de tissu palissadique.

Dans les sépales, le parenchyme est chlorophyllien; dans les pétales, il renferme fréquemment des principes colorants cyaniques ou xanthiques (p. 70), tantôt en dissolution, tantôt localisés dans des leucites : ces pigments sont entravés dans leur développement par une floraison hâtive (*Forçage*, p. 782).

Il est à remarquer que les sépales produisent fréquemment des formations secondaires, il est vrai peu développées.

Quand le calice est gamosépale ou la corolle gamopétale, les faisceaux libéroligneux marginaux de chaque feuille cheminent, tantôt librement dans le parenchyme, et tantôt se rapprochent jusqu'à se fusionner, avant de se terminer dans les lobes calicinaux ou corollins auxquels ils sont destinés.

La figure 940 indique la formation progressive des faisceaux des quatre verticilles de la fleur, à ovaire demi-infère, du Forsythia (*Forsythia suspensa*), à partir du pédicelle ; cette formation peut d'ailleurs varier beaucoup avec l'espèce que l'on considère.

Faisceaux corollins des Composées. — La corolle des Composées (fig. 933, 936) offre une disposition particulière des faisceaux.

Le tube corollin comprend seulement cinq cordons libéroligneux, qui correspondent aux intervalles des lobes terminaux de la corolle. Or, arrivés au niveau de ces derniers, ils se bifurquent, suivent les bords des lobes adjacents, pour se terminer à leur extrémité libre, ou pour se réfléchir, unis deux à deux, le long de la ligne médiane des pétales.

On a vu plus haut que les faisceaux vasculaires peuvent, par exception, chez certains parasites, manquer aux sépales (p. 330).

Rôle du périanthe. — Le calice et la corolle exercent vis-à-vis des organes sexuels, un rôle protecteur important, d'abord quand ces derniers se trouvent encore enfermés dans le bouton ; ensuite à l'état de plein épanouissement, grâce aux mouvements, qui, chaque soir, ferment le périanthe, spécialement la corolle, au moment du coucher du soleil, ou encore au moment des pluies. Le périanthe préserve ainsi les étamines et les carpelles, soit du froid, soit des atteintes de l'eau.

D'autre part, la sécrétion de nectar (p. 562) par le périanthe de diverses espèces attire de nombreux Insectes, notamment les Mellifères, qui, tout en butinant le liquide sucré, emportent avec eux du pollen et deviennent ainsi les instruments inconscients de la pollinisation croisée, source de variation des espèces (p. 889).

Le parfum et la couleur des pétales interviennent aussi dans le même but physiologique (p. 893).

CHAPITRE III

L'ANDROCÉE

Les *étamines*, qui composent l'androcée, sont des feuilles différenciées en vue de la production des grains de pollen ou microdiodes, lesquelles élaborent les cellules génératrices mâles ou anthérozoïdes.

Considérons ces organes mâles successivement chez les Phanérogames *angiospermes* et chez les Phanérogames *gymnospermes*.

Morphologie externe. — 1° Étamines des Angiospermes. — Parties de l'étamine. — L'étamine offre typiquement à considérer trois parties (fig. 941) :

1° Un cordon allongé et grêle (*b*), le *filet*, qui n'est autre

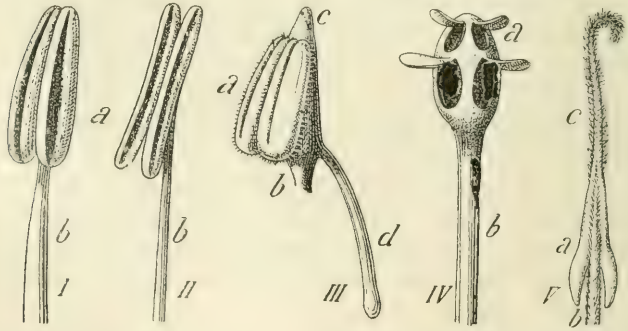


Fig. 941. — I, étamine de Giroflée; *a*, anthère; *b*, filet. — II, étamine de Lis. — III, de Violette; *c*, connectif; *d*, son prolongement inférieur, logé dans l'éperon de la corolle. — IV, étamine de Cannellier; *a*, valvules. — V, de Laurier-Rose; *c*, connectif barbelé.

chose que la portion basilaire de la feuille que représente l'organe tout entier;

2° Un double renflement jaune (*a*), l'*anthère*, creusée ordinairement de quatre *sacs* (fig. 942, *a*), qui peuvent confluer de chaque côté, deux à deux, en une *loge* unique à la matu

rité ; les sacs ou loges de l'anthère mûre sont remplies de *grains de pollen* ou microdiodes, qui renferment chacune une cellule génératrice mère, appelée à se subdiviser en deux cellules mâles définitives ou *anthérozoïdes ;*

3° Une portion médiane, le *connectif* (fig. 942, *f*), en forme de bandelette étroite, intermédiaire aux deux moitiés de l'anthère, et correspondant au rudiment du limbe foliaire, lequel peut d'ailleurs subsister aussi latéralement (fig. 942, *b*).

Les étamines sont toujours dépourvues de chlorophylle.

a) *Filet.* — Ordinairement cylindrique et notablement plus allongé que l'anthère

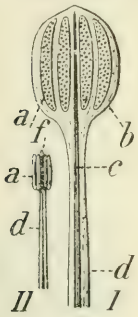


Fig. 942.

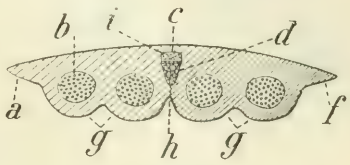


Fig. 943.

Fig. 942. — Schéma d'une étamine. — I, *a*, sacs polliniques; *b*, rudiment du limbe staminal; *c*, faisceau libéroligneux; *d*, filet. — II, *f*, prolongement du connectif.

Fig. 943. — Section transversale schématique d'une anthère. — *a*, *f*, bords du limbe staminal; *b*, sacs polliniques; *i*, faisceau libérien; *d*, faisceau ligneux, généralement moins développé; *g*, paroi des sacs; *c*, *h*, plan de symétrie.

(Lis, Giroflée, fig. 941, I), le filet peut s'aplatir tangentiellement, comme dans l'Ornithogale (fig. 944). Il reste très court dans la Morelle (fig. 967), dans la Bourrache (fig. 211), etc. ; parfois même l'anthère est sessile sur le réceptacle.

Presque toujours le filet de l'étamine reste *simple*.

Dans diverses espèces, le filet staminal porte des appendices, de forme variée ; on remarque, par exemple, des *nectaires* courtement pédonculés à la base des douze étamines du Laurier noble, ainsi que des trois étamines fertiles internes du Cannellier (fig. 965, IV) ; dans la Bourrache, le filet est muni d'un prolongement externe (fig. 211, *h*).

Le filet peut aussi *se ramifier*, ce qui donne lieu aux *étamines composées*. Dans la fleur mâle du Ricin, par exemple (fig. 945, *A*), le filet, simple à la base, se termine en manière d'arbuscule, dont chaque rameau porte à son extrémité une anthère à quatre sacs polliniques.

De même, dans la Mauve et la Guimauve, les cinq étamines, unies en tube autour de la base du pistil et libres à leur extrémité, bifurquent deux fois leurs filets latéralement et se terminent par autant d'anthères, à deux sacs seulement, caractéristiques d'ailleurs de diverses autres Malvacées (Cotonnier).

D'ordinaire, l'anthère s'attache au filet par sa base et prolonge directement cet organe : elle est alors *basifixe* (fig. 941, I). Ailleurs, le filet reste uni par un point seulement à l'anthère, soit vers le milieu, soit au sommet de cette dernière : l'an-

Fig. 944.

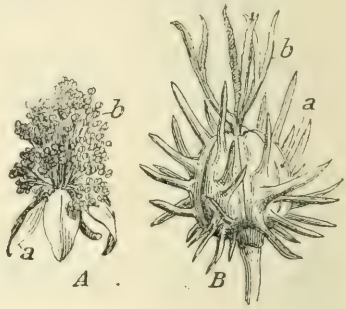


Fig. 945.

Fig. 944. — Ornithogale en ombelle (Dame de onze heures, Liliacée) (grand. nat.), — *a*, étamine grossie, à filet aplati (faces interne et externe).

Fig. 945. — *A*, fleur staminée du Ricin ; *a*, calice ; *b*, étamines ramifiées. — *B*, fleur pistillée ; *a*, ovaire hérissé ; *b*, stigmates.

thère est alors dite respectivement *médifixe* ou *oscillante* (Lis, Blé, fig. 909, *b*) et *apicifixe* ou *pendante* (Pyrole).

b) *Sacs polliniques.* — Les sacs polliniques, on le verra, sont les *homologues des microdiodanges des Cryptogames vasculaires hétérodiodées*, et ils peuvent dès maintenant être désignés du même nom.

Chez les Angiospermes, ils sont généralement au nombre de quatre (fig. 942, *a*), deux de chaque côté du connectif, souvent confondus dans chaque paire en une masse continue, sans sillon séparateur externe. Parfois on n'en trouve que deux, tantôt continus (Mauve), tantôt divisés transversalement par une cloison (Cannellier, Laurier), ou même par plu-

sieurs cloisons (Loranthinées), ce qui subdivise chaque sac en deux ou un plus grand nombre d'autres plus petits. Dans le Gui, les sacs polliniques sont très nombreux (fig. 954).

Les sacs polliniques ou microdiodanges naissent toujours, chez les Angiospermes, *contre la face supérieure du limbe staminal.*

c Connectif. — Le connectif (fig. 942, *f*), presque toujours réduit à une bandelette fort étroite, devient parfois très apparent et peut revêtir alors des formes spéciales.

Ainsi, dans la Campanule, dans le Galanthe ou Perce-neige, il dépasse l'anthère sous forme d'une simple petite pointe ; dans le Laurier-Rose (fig. 941, V, *c*), il s'allonge en un filament barbelé, plus développé que l'anthère.

Dans la Mercuriale, le connectif se renfle transversalement ; dans la Sauge, il se développe en manière de balancier, terminé d'un côté par une loge fertile, de l'autre par une émergence restée stérile ; dans la Violette (fig. 941, III, *cd*), deux des cinq étamines offrent un prolongement nectarifère, issu de la base même du connectif et qui s'enfonce dans l'éperon de la corolle.

Staminodes. — Quand l'anthère avorte, ou ne se développe pas assez pour produire du pollen, l'étamine est dite *staminode.*

Elle est alors, tantôt réduite au filet, comme dans l'Erode (*Erodium cicutarium*), où l'on trouve cinq staminodes accompagnant les cinq étamines fertiles ; tantôt elle se termine par une petite dilatation stérile rappelant l'anthère, comme dans les trois staminodes intérieurs du Cannellier (fig. 966) ; tantôt enfin le filet se pétalise supérieurement, soit naturellement (Ancolie), soit par l'effet de la culture (Rosier).

Fig. 946. — Etamine unique du Balisier (*Canna*). — *a*, demi-anthère fertile ; *b*, autre moitié pétalisée (grand. nat.).

Quand l'androcée *avorte entièrement*, comme dans le Lychnis, où les étamines ne subsistent que sous forme de courts rudiments stériles (fig. 805, III, *a*), la fleur devient *femelle par avortement.*

Cette disposition ne doit pas être confondue avec *l'absence originelle et absolue de l'androcée*, qui caractérise les *fleurs femelles proprement dites* (Cupulifères, fig. 883, *g* ; Conifères).

Nombre et origine des étamines. — Très variable dans la série des Phanérogames, le nombre des étamines est le plus souvent compris entre 1 (Orchidées, fig. 927, *g* ; Casuarinées) et 10 (Caryophyllées, fig. 805, IV), et, dans ces limites, il offre fréquemment une assez grande fixité pour pouvoir caractériser des genres et même des familles entières.

Chez les Monocotylédones, où les verticilles floraux sont typiquement trimères, les nombres les plus fréquemment réalisés sont : 3 étamines (Iridées, Graminées, fig. 885), ou 6, en deux verticilles trimères alternes (Liliacées, fig. 880). Par exception, les Orchidées, à cause de l'avortement de cinq étamines, n'en offrent qu'une, sauf un petit nombre de genres (Cypripède : 2 étamines fertiles). Même, dans certaines Scitaminées (Balisier), l'étamine unique n'est plus fertile que d'un côté (fig. 946), c'est-à-dire ne contient plus que deux sacs polliniques, l'autre moitié du limbe étant pétalisée.

Fig. 947. — Fleur et fruit de Gaillet. — A gauche : *a*, ovaire infère ; *b*, corolle ; *c*, étamines ; *d*, pistil à deux stigmates. A droite : fruit (*diakène*), couvert d'aiguillons crochus.

Chez les Dicotylédones, où la fleur est construite d'ordinaire sur le type cinq, les nombres d'étamines les plus fréquents sont : 5 étamines (Solanées, fig. 967 ; Composées, fig. 933) ; ou 10, en deux verticilles alternes (Caryophyllées, Papilionacées, fig. 939) ; 4 étamines, nombre tantôt normal (diverses Rubiacées : Gaillet, fig. 947 ; Aspérule), tantôt réalisé par avortement d'une étamine (Labiées, fig. 932, *c*) ; 6 étamines (Crucifères, fig. 878).

Un grand nombre d'étamines, en un mot la *polyandrie*, caractérise les Renonculacées (Renoncule, Anémone, fig. 924), les Papavéracées (Coquelicot, fig. 599), etc. Chez de semblables plantes, une seule fleur peut renfermer une centaine d'étamines et plus ; en outre, le nombre des étamines y est *indéterminé*, c'est-à-dire variable d'individu à individu dans une même espèce, et leur insertion est spiralée.

On qualifie l'androcée d'*isostémone*, lorsqu'il ne comprend qu'un seul verticille d'étamines (Ombellifères) ; de *diplostémone*, lorsqu'il y en a deux (Papilionacées), auquel cas les deux verticilles naissent, soit progressivement, c'est-à-dire le ver-

ticille extérieur d'abord (Papilionacées), ce qui est le cas ordinaire, soit régressivement (le verticille intérieur le premier) (Caryophyllées, Géraniacées).

L'androcée est dit *polystémone*, lorsque les étamines sont très nombreuses (Renonculacées) ; enfin *méristémone*, quand les étamines sont ramifiées (Malvacées, Ricin).

En règle générale, lorsque les étamines sont verticillées, les mamelons originels de chaque verticille naissent simultanément, si l'androcée est régulier (fig. 948, II, *d*, *c*), et un à un, s'il est irrégulier. Lorsque les étamines sont spiralées,

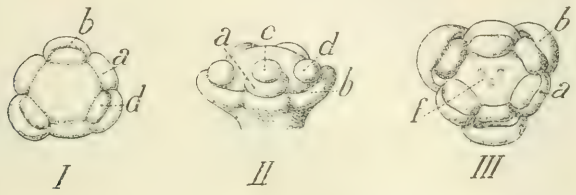


Fig. 948. — Organogénie de la fleur de l'Asperge (*Asparagus amarus*). — I, *b*, sépales; *a*, pétales; *d*, premier verticille d'étamines oppositisépales. — II, *c*, mamelons du deuxième verticille d'étamines oppositipétales, nés après les précédents (*d*). — III, *f*, apparition des trois mamelons carpellaires (Payer).

elles apparaissent une à une, de bas en haut, dans l'ordre même où elles sont placées le long de la spirale d'insertion.

Un nombre restreint et fixe d'étamines, ainsi du reste que de carpelles, et la localisation de ces organes en des points déterminés et constants dans la fleur sont, avec l'hermaphroditisme, les attributs essentiels des Phanérogames les plus élevées (Dicotylédones gamopétales) : la grande multiplicité et l'infixité de ces organes entraînent au contraire un rang subordonné dans la classification.

L'androcée est dit *régulier*, quand ses étamines sont toutes égales et symétriquement placées autour de l'axe (Morelle, Lis, Tulipe) ; *irrégulier*, quand elles sont inégales ou asymétriquement disposées autour de l'axe (Labiées, Crucifères).

Dans les Labiées, par exemple (fig. 932), les quatre étamines ne sont symétriques que par rapport au plan médian antéro-postérieur, parce que les deux antérieures sont plus longues que les deux autres (androcée *didyname*) ; chez les Crucifères (fig. 878), sur six étamines, les deux antérieures et les deux postérieures sont beaucoup plus longues que les deux latérales (*i*) (androcée *tétradyname*).

Concrescence des étamines. — Comme pour la corolle et le calice, on distingue l'*androcée dialystémone* (Giroflée), cas ordinaire, et l'*androcée gamostémone*, dans lequel les parties inférieures des filets sont unies les unes aux autres en tube, par suite de la communauté de croissance qui s'établit entre

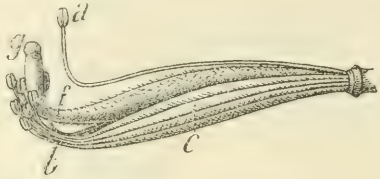


Fig. 949. — Androcée et gynécée du Pois. — *a*, étamine supérieure libre; *b*, portion libre des 9 autres; *c*, bases concrescentes; *g*, stigmate; *f*, style.

la base des jeunes étamines et les portions intermédiaires du réceptacle. Dans ce dernier cas, ce n'est qu'au-dessus du tube staminal, que le filet de chaque étamine se trouve libre.

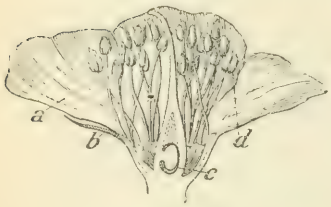


Fig. 950.

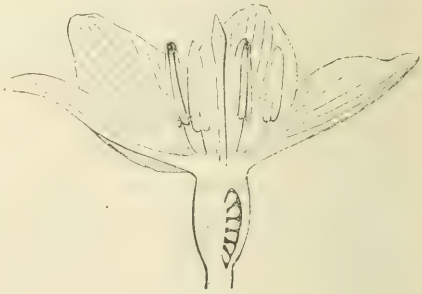


Fig. 951.

Fig. 950. — Coupe long. de la fleur du Prunier. — *a*, corolle; *b*, calice; *d*, étamines; *a*, *b* et *d* sont libres seulement à partir du bord de la coupe florale; *c*, pistil unicarpellé et uniovulé, libre.

Fig. 951. — Coupe de fleur de Nivéole printanière (*Leucoium vernum*, Amaryllidée), à ovaire infère, montrant un rang d'ovules en placentation axile.

La gamostémonie peut d'ailleurs être *complète*, comme chez certaines Papilionacées (Lupin, Genêt), où les dix étamines sont concrescentes en manchon, entourant exactement le pistil, ou *partielle*, et alors tantôt *inégale*, comme dans la généralité des Papilionacées (Haricot, Pois), où neuf étamines sur dix sont unies en un faisceau (fig. 949, *c*), l'étamine supérieure (*a*) seule restant libre, tantôt *égale*, comme dans le Polygale, qui offre deux faisceaux de quatre étamines.

Concrescence des étamines et du pistil avec le périanthe. — La concrescence peut s'établir aussi *entre l'androcée et le périanthe.*

Ainsi, il est de règle que, lorsque la fleur est gamopétale, les bases des filets des étamines fassent corps avec la corolle (Solanées, Borraginées, fig. 967). On observe la même union dans les Liliacées à périanthe gamophylle (Muguet, Jacinthe, fig. 925), ou même dialyphylle (Endymion ou Jacinthe des bois).

Dans le Prunier (fig. 950), le Camellia, etc., le calice, la corolle et l'androcée tout à la fois sont confondus à leur base en une sorte de coupe florale, au fond de laquelle s'insère librement le pistil, tandis que du bord de la coupe partent les portions terminales libres des sépales (*b*), des pétales (*a*) et des étamines (*d*).

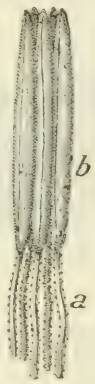


Fig. 952. — Androcée de Centaurée. — *a*, portion libre des filets, au-dessus du tube de la corolle ; *b*, anthères, adossées en manchon (syngénésie).

Il n'est pas rare enfin que les filets des étamines soient unis, non seulement aux pétales et aux sépales, mais encore à la *portion basilaire des carpelles.* Dans ce cas, les portions inférieures des quatre verticilles floraux (fig. 951) sont associées en un corps unique, et, seules, leurs portions terminales restent libres. L'ovaire est alors dit *infère* ou *adhérent* (Iridées, Ombellifères), et non plus *supère* ou *libre*, comme dans le cas ordinaire, où cet organe est entièrement visible au fond de la fleur (*voy. aussi* p. 823).

Adhérence des anthères. — Dans la vaste famille des Composées (Chicorée, Bleuet), les cinq étamines de la fleur, concrescentes dans la portion inférieure de leur filet avec le tube de la corolle (fig. 933), adossent fortement leurs anthères les unes contre les autres, de manière à constituer une sorte de manchon (fig. 936 et 952, *b*), dans lequel passe le style du pistil : l'androcée est alors qualifié de *synanthéré*, nom que l'on applique du reste aussi à la famille. Il n'y a pas soudure, mais seulement adhérence, entre les anthères : car leur séparation se fait sans déchirure.

Étamines des Loranthinées. — *a*) Chez les Loranthinées de la tribu des Viscées (Gui) et de quelques autres tribus voisines, les fleurs (fig. 953),

d'ailleurs dépourvues de corolle, sont remarquables en ce que *leurs étamines sont concrescentes avec les sépales*, et non libres, comme dans le cas général des fleurs apétales.

L'*anthère* est alors, tantôt *saillante à la face interne du sépale* et creusée d'un nombre variable de sacs polliniques, quatre par exemple, continus, ou subdivisés chacun en une série d'autres plus courts par des cloisons transverses de parenchyme (*Phragmanthera*, *Chatinia*) ; tantôt l'anthère reste *indistincte*, comme dans le Gui (*Viscum*), où les sacs polliniques, très nombreux (fig. 954), naissent directement dans l'épais-

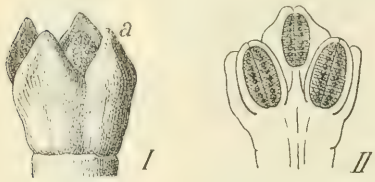


Fig. 953.

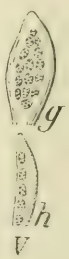


Fig. 954.

Fig. 953. — I, fleur mâle du Gui à quatre sépales pollinifères. — II, coupe d'une jeune inflorescence mâle, passant par trois fleurs et montrant les anthères, avec leurs nombreux sacs, concrescentes avec les sépales ; III, section transversale d'une de ces fleurs (Engler).

Fig. 954. — *g*, sépale du Gui de face, avec ses nombreux sacs polliniques, supposés vus par transparence ; *h*, coupe longitudinale.

seur de ce qui semble être l'écorce des sépales, sur la face interne de ces organes, et sans faire saillie au dehors.

Il se constitue donc, chez ces plantes, en quelque sorte des *sépales staminaux* ou *sépales pollinifères*, ce qui supprime le verticille staminal normal.

Chaque sac pollinique (ou chaque subdivision de sac, dans le cas des sacs cloisonnés) s'ouvre isolément par une fente, à la maturité.

b) Chez les Loranthinées qui sont pourvues d'un calice et d'une corolle, les étamines, toujours superposées aux pièces du périanthe, dépendent aussi de ces dernières ; mais, chez elles, il y a simplement concrescence entre le filet et le pétale ou le sépale, l'anthère restant entièrement libre.

2° Étamines des Gymnospermes. — Chez les Phanérogames gymnospermes, c'est-à-dire les Conifères, les Cycadées et les Gnétacées, les étamines, ordinairement très nombreuses dans chaque fleur mâle, consistent en un filet très court, auquel fait suite un petit limbe, large proportionnellement à celui des Angiospermes, et qui tantôt prolonge le filet (Cycas, Cératozamie, fig. 962, *b*), tantôt lui est perpendiculaire (Sapin, fig. 994, *c*), tantôt s'étale en manière d'écaille, coiffant le filet (étamines *peltées* de l'If, fig. 961).

Dans le Pin et le Sapin, les étamines sont disposées en spirale serrée autour d'un axe (fig. 955, *c*), ce qui donne une sorte de cône pour la fleur mâle : dans l'If, elles forment de petits glomérules axillaires (fig. 959). Chez les Cycadées

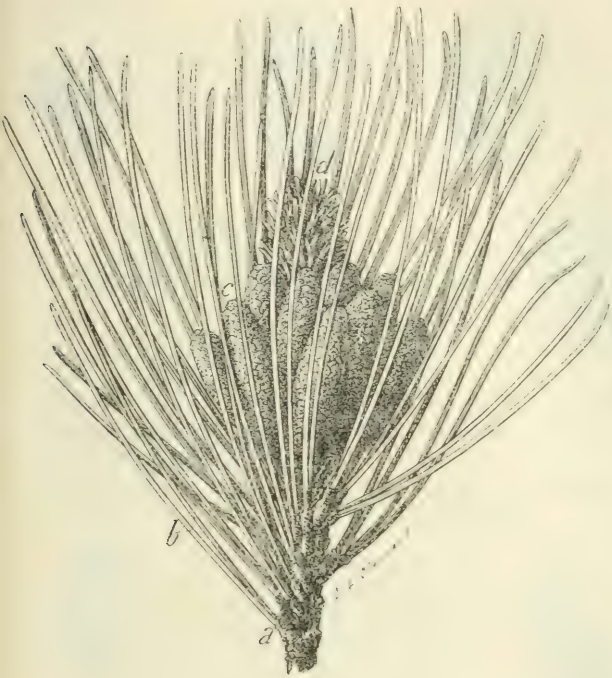


Fig. 955.

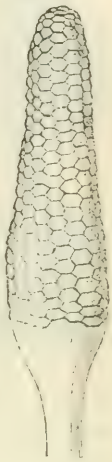


Fig. 956.

Fig. 957.

Fig. 955. — *c*, groupe d'inflorescences mâles du Pin ; *a*, rameau court avec écailles, portant *b*, feuilles en aiguilles, géminées ; *d*, tige feuillée, continuant sa croissance au-dessus des cônes mâles, d'ailleurs éphémères.

Fig. 956. — Cône mâle de Zamie (Cycadée), formé de nombreuses étamines peltées, encore serrées les unes contre les autres (réduit au quart).

Fig. 957. — Etamine isolée, portant à la face inférieure de son écaille de nombreux sacs polliniques.

fig. 956 et 741), c'est presque toujours en cônes compacts et très développés que se groupent les étamines.

Sacs polliniques. — Les sacs polliniques des Gymnospermes, toujours bien distincts les uns des autres, sont fréquemment en nombre supérieur à quatre, et en outre ils *naissent toujours à la face inférieure du limbe.*

Ainsi, parmi les Conifères, les étamines peltées de l'If por-

tent de 5 à 8 sacs polliniques à la face inférieure de leur écaille terminale (fig. 961) ; dans l'Araucarier, on en trouve jusqu'à

Fig. 958.

Fig. 959.

Fig. 960.

Fig. 961.

Fig. 958. — Rameau d'If, portant une série de fleurs mâles (grand. nat.).

Fig. 959. — Fleur mâle grossie (écailles entourant un groupe d'étamines peltées.

Fig. 960. — Fleur mâle desséchée, après la pollinisation.

Fig. 961. — Etamine isolée. — *a*, limbe pelté ; *b*, ses sacs polliniques ; *c*, filet.

20. Par contre, le Sapin et le Pin n'offrent que deux sacs polliniques (fig. 994) ; le Genévrier et le Cyprès en présentent trois.

Chez les Cycadées, le nombre des sacs est d'ordinaire

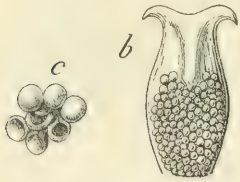


Fig. 962.

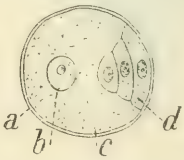


Fig. 963.

Fig. 964.

Fig. 962. — *c*, groupe de sacs polliniques (dont quelques-uns ouverts) de la Cératozamie (Cycadée) ; *b*, étamine entière, à face inférieure couverte de sacs polliniques (voy. l'inflorescence, fig. 741).

Fig. 963. — Grain de pollen de Cératozamie. — *a*, double membrane ; *b*, noyau végétatif ; *c*, protoplasme de la cellule végétative ; *d*, petites cellules, dont la plus intérieure seule est mère de deux gamètes.

Fig. 964. — Grain de pollen de Cyprès (Conifère), à une seule petite cellule (*f*), mère de deux gamètes.

considérable et, de plus, variable dans une même plante. On trouve, par exemple, 24 sacs polliniques arrondis à la face inférieure de l'écaille staminale peltée de la Zamie muriquée (*Zamia muricata*) (fig. 957) ; une centaine et plus dans la Cératozamie (fig. 962) et dans le Cycas, où ils couvrent entièrement la face inférieure du limbe staminal.

Déhiscence des étamines — Lorsque l'anthère est arrivée à maturité, les sacs polliniques ou microdiodanges s'ouvrent pour donner issue au pollen.

Leur déhiscence s'opère de plusieurs manières, selon les plantes.

1° **Anthères normales à quatre sacs.** — *a) Déhiscence longitudinale.* — Le plus ordinairement, la déhiscence s'effectue par des *fentes longitudinales*, pratiquées le long des sillons

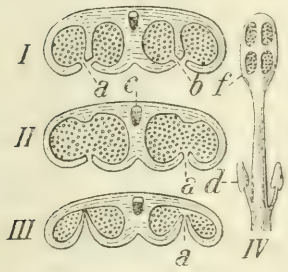


Fig. 965.

Fig. 966.

Fig. 965. — Déhiscence des anthères. — I, quatre fentes (*a*, *b*). — II, deux fentes (*a*); *c*, faisceau libéroligneux. — III, quatre fentes, rapprochées deux à deux (*a*). — IV, étamine nectarifère de Cannellier; *f*, anthère à quatre valvules; *d*, nectaires pédonculés.

Fig. 966. — Fleur de Cannellier (*Cinnamomum*). — On voit, outre le périanthe à six divisions, les étamines (9 fertiles, et 3 staminodes, dont un figuré un peu à gauche de la base du style), à déhiscence valvulaire; les trois étamines à déhiscence extrorse (deux sont figurées) portent deux nectaires stipités à la base (voy. fig. 965, IV); au centre, pistil unicarpellé, avec un seul ovule anatrope suspendu.

de séparation des deux sacs polliniques de chaque moitié d'anthère (fig. 965, *a*).

Dans ce premier mode, deux cas peuvent se présenter.

Quand le sillon est aussi profond que les deux sacs qu'il limite (fig. 965, III), il se produit de part et d'autre du fond du sillon deux fentes, qui *ouvrent séparément chaque sac pollinique* ; l'anthère offre alors *quatre fentes de déhiscence*, ordinairement, il est vrai, très rapprochées deux à deux.

Quand au contraire le sillon séparateur est peu profond ou manque, et que les deux sacs sont séparés par une cloison intérieure de parenchyme, alors de deux choses l'une :

ou bien la cloison subsiste jusqu'à la déhiscence (Crucifères, Iridées, fig. 1043, *b*), et la déhiscence s'effectue, comme précédemment, par quatre fentes (fig. 965, I), les deux fentes de chaque moitié d'anthère se trouvant séparées par un lambeau étroit de paroi, en bordure de la cloison ; ou bien la cloison se résorbe au cours de la maturation, fusionnant par là même les deux sacs adjacents (II), et alors une fente unique, pratiquée le long du sillon, suffit à donner issue au pollen, ce qui ne fait que deux fentes par anthère.

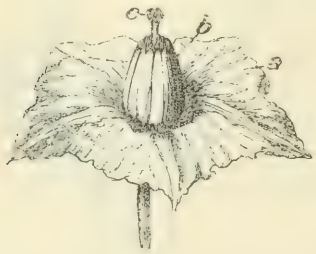


Fig. 967.

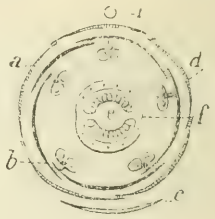


Fig. 968.

Fig. 967. — Fleur de Morelle tubéreuse. — *a*, corolle rotacée; *b*, anthères poricides; *c*, stigmate.

Fig. 968. — Diagramme de la fleur de Morelle tubéreuse ou Pomme de terre. — *i*, axe qui porte la fleur; *a*, calice gamosépale, à préfloraison quinconciale; *b*, corolle à préfloraison tordue; *c*, bractée mère; *d*, étamines, concrescentes avec la corolle; *f*, pistil; *e*, placenta axile, couvert d'ovules.

Les deux premiers cas, où chaque sac s'ouvre par une fente propre, sont de beaucoup les plus fréquents.

b) *Déhiscence poricide.* — Les sacs polliniques peuvent s'ouvrir simplement par des *pores*, placés au sommet de l'anthère, en même nombre que les sacs (Ericacées) et ordinairement très rapprochés deux à deux (Morelle tubéreuse ou Pomme de terre, fig. 967, *b*).

c) *Déhiscence valvulaire.* — Dans ce troisième mode, chaque moitié d'anthère s'ouvre par une fente transversale arquée, à concavité tournée vers le haut, d'où résulte ensuite le soulèvement de la petite valve que limite la fente (Berbéride, fig. 1103, *b*).

2° **Anthères à deux sacs.** — Dans les anthères à deux sacs, la règle est que chaque sac s'ouvre par une fente propre (Malvacées, Asclépiadées, quelques Loranthinées), et si une cloison transverse subdivise chaque sac en deux autres superposés (Cannellier, Laurier), quatre fentes de déhiscence se constituent.

Dans ces deux derniers genres de Laurinées, la déhiscence s'opère suivant le mode valvulaire (fig. 966).

3° **Sacs polliniques isolés.** — Chez les Gymnospermes, le Gui, etc., les sacs s'ouvrent aussi chacun par une fente spéciale (fig. 962, *c*) ; il en est de même dans toutes les Loranthinées autres que le Gui, quel que soit d'ailleurs le nombre des sacs et leur groupement.

Toutefois, quand chaque sac est divisé transversalement en une série d'autres, les fentes longitudinales qui correspondent à ces derniers finissent par confluer en une fente longitudinale unique, comme si le sac pollinique était simple.

Pollen. — Les grains de pollen sont, comme l'on verra, les *homologues des microdiodes* et des Cryptogames vasculaires, et peuvent dès maintenant être désignés de ce nom.

Ordinairement jaunes, ils sont limités par une double membrane, l'externe ou *exine*, cutinisée, l'interne ou *intine*, cellulosique (p. 859).

Leur forme est d'ordinaire arrondie (Mauve) ou ovoïde (Lis), rarement cubique (Baselle) ; leur taille ne dépasse

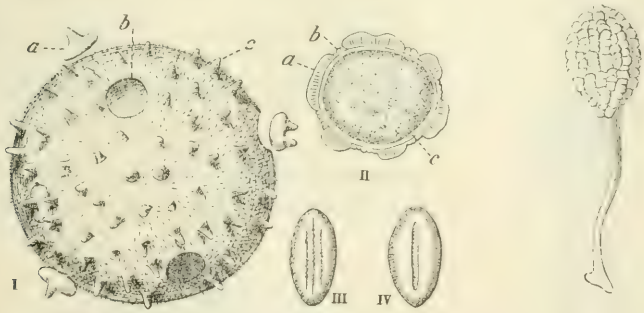


Fig. 969 à 972. Fig. 973.

Fig. 969 à 972. — I, grain de pollen de Courge (*Cucurbita Pepo*) ; *a*, couvercles d'exine, détachés ; *b*, pore germinatif ; *c*, pointes (gr. : 350). — II, pollen de Stellaire (*Stellaria graminea*) ; *a*, exine ; *b*, couvercles au fond des pores ; *c*, intine. — III, pollen de Glaïeul (*Gladiolus segetum*), à l'état sec (gr. : 180). — IV, pollen de Yucque (*Yucca gloriosa*), avec pli germinatif (gr. : 300) (Schacht).

Fig. 973. — Pollinie d'Orchidée, avec son prolongement ou caudicule (voy. l'étamine, fig. 927, *g*).

généralement pas un centième de millimètre. Dans la Courge, les grains de pollen atteignent jusqu'à $0^{mm},20$.

Pores et plis. — A leur surface, on remarque presque toujours des *dépressions*, qui correspondent aux plages où l'exine est restée mince, ou même manque entièrement (fig. 969) ;

elles sont tantôt arrondies (*pores*, II, *b*), tantôt allongées en bandes (*plis*, III) : pores et plis peuvent se rencontrer dans le même grain (Salicaire). Ces zones faibles facilitent le développement de la membrane interne, au moment de la germination du grain de pollen, ainsi que les échanges gazeux.

Le nombre des pores ou plis est très variable. Dans les Malvacées (Mauve....), les pores sont fort nombreux : le Blé et les Graminées en général n'en offrent qu'un.

De même, la majorité des grains de pollen des Monocotylédones (Lis) ne présentent qu'un seul pli germinatif, tandis que la majorité des grains des Dicotylédones en offrent trois, ou un plus grand nombre, huit par exemple dans la Bourrache.

Reliefs. — Fréquemment, les grains de pollen portent, d'autre part, des *reliefs*, tels que tubercules, réseaux, pointes (Chicorée, Mauve, Courge, fig. 969, I, *c*), dus à une croissance en épaisseur locale plus active de la membrane. Ces saillies permettent au pollen de mieux flotter dans l'air, et de se fixer plus sûrement au stigmate du pistil, sur lequel ils doivent germer.

Les grains de pollen, d'ordinaire libres, sont parfois agglutinés en masses (fig. 973), dites *pollinies* (p. 860).

Structure des étamines. — 1° Filet. — Le filet staminal offre la structure de

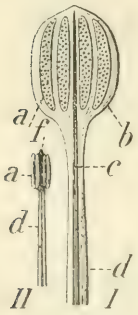


Fig. 974.

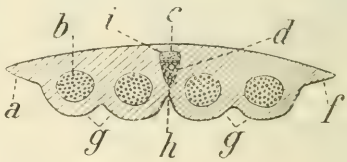


Fig. 975

Fig. 974. — Schéma d'une étamine. — I, *a*, sacs polliniques ; *b*, rudiment du limbe staminal ; *c*, faisceau libéroligneux ; *d*, filet. — II, *f*, connectif prolongé.

Fig. 975. — Section transversale schématique d'une anthère ; *a*, *f*, bords du limbe staminal ; *b*, sacs polliniques ; *i*, faisceau libérien ; *d*, faisceau ligneux, généralement moins développé ; *g*, paroi des sacs ; *ch*, plan de symétrie.

la côte médiane d'une feuille centrique : sa section transversale est ovoïde ou aplatie.

L'*épiderme* y est uni, faiblement cutinisé, et pourvu d'un nombre restreint de stomates.

Le *parenchyme cortical* est homogène, à cellules arrondies ou ovoïdes, dépourvues de chlorophylle et laissant entre elles de larges méats ; son endoderme n'est d'ordinaire pas différencié, c'est-à-dire n'offre ni cadres subérifiés, ni épaississements.

Ce parenchyme enveloppe une *méristèle centrale* (fig. 974, I, *c*), dont le faisceau vasculaire tourne son liber, généralement net (fig. 975, *i*) en dehors, et son bois (*d*), en dedans. Le faisceau ligneux est peu développé ; car, en raison même de l'absence de chlorophylle, l'étamine n'exige pas un apport actif de sels minéraux. Le faisceau du filet se prolonge dans le connectif.

Le filet, on le voit, est symétrique par rapport au plan médian (*ch*), qui passe par l'axe de la fleur, comme une feuille normale.

Quand il y a concrescence entre le périanthe et les filets staminaux, tantôt les faisceaux libéroligneux des sépales, des pétales et des étamines cheminent distincts, tantôt ils sont fusionnés dans la région basilaire de la fleur et ne s'individualisent que plus haut (voy. fig. 940).

2° Anthère. — La structure de l'anthère sera l'objet d'une étude spéciale ultérieure (p. 844).

CHAPITRE IV

GYNÉCÉE

Le *gynécée* ou *pistil* comprend l'ensemble des *carpelles*, feuilles sessiles, différenciées en vue de la production des gamètes femelles ou *oosphères*, puis des œufs, et plus tard encore du fruit.

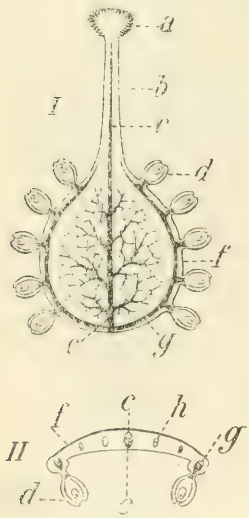


Fig. 976 et 977. — I, schéma du carpelle. — *a*, papilles stigmatiques; *b*, style; *cc*, faisceau médian, donnant de nombreux faisceaux latéraux; *d*, ovules droits; *f*, placenta; *g*, faisceau marginal ou placentaire. — II, coupe transv.; *cc*, plan de symétrie; *h*, faisceaux latéraux (bois en noir).

Morphologie externe. — Parties du carpelle. — Considérons d'abord le carpelle, indépendamment de ses rapports avec ses voisins, et de plus supposons-le largement ouvert (fig. 976), étalé comme un limbe de feuille ordinaire.

a) Chez les *Angiospermes*, le carpelle offre à considérer trois parties :

1° une portion basilaire élargie, l'*ovaire*, dont les bords (*f*), épaissis par une nervure nourricière spéciale, et nommés *placentes* ou *placentas*, portent de petits corps ovoïdes (*d*), les *ovules*, dans chacun desquels se différencie un élément, dit *sac embryonnaire* ou *cellule mère d'endosperme*, qui se cloisonne pour constituer une cellule génératrice femelle, l'*oosphère;*

2° un prolongement médian étroit, le *style* (*b*), qui peut atteindre jusqu'à 30 centimètres de longueur (Cierge);

3° enfin une dilatation terminale de forme variable, ovoïde, aplatie, lobée, etc., nommée *stigmate* (*a*), couverte d'une sécrétion épaisse, indispensable à la germination du pollen et par suite à l'ac-

complissement du phénomène de la fécondation, et qui n'est du reste élaborée qu'à ce moment.

Le style peut être très court, ou même manquer (Tulipe, Renoncule, Pavot, Giroflée, fig. 875, *B*), auquel cas le stigmate est *sessile* sur l'ovaire. Il peut être inséré latéralement (Fraise, Anémone, fig. 978, *c*), ou inférieurement (Borraginées, fig. 210, *f*) : on qualifie alors le pistil de *gynobasique*.

Quand le style dépasse les étamines, la fleur est dite *dolichostyle ;* quand il reste plus court, *brachystyle ;* la Primevère officinale, la Salicaire, etc., offrent les deux formes (p. 892).

Les *ovules* sont des formations homologues des sacs polliniques de l'étamine et correspondent aux *macrodiodanges* des Cryptogames vasculaires, et l'on peut dès maintenant les désigner de ce nom. Leur *cellule mère d'endosperme* n'est autre qu'une *macrodiode*, et l'oosphère incluse est l'homologue d'un gamète mâle ou anthérozoïde du grain de pollen.

Après la formation des œufs, qui s'opère par fusion d'un gamète mâle avec le gamète femelle, les ovules se changent en *graines* ; l'œuf inclus devient un *embryon*, et le carpelle constitue le *fruit*.

Ainsi, *ovaire* avec *ovules* ou *macrodiodanges*, *style* et *stigmate*, telles sont les trois parties de la feuille carpellaire.

Le *placenta* est constitué d'ordinaire par le bord même des carpelles (fig. 976, *f*) : la *placentation* est, en un mot, *marginale*. Parfois cependant les ovules naissent sur toute ou presque toute la face interne de l'ovaire, auquel cas la *placentation* est *diffuse* (Nymphéa, Pavot).

Remarquons maintenant que, tantôt le carpelle est véritablement *ouvert*, à la manière d'une feuille, comme on vient de le supposer, tantôt au contraire il est *fermé* en cornet, par rapprochement et soudure de ses deux bords placentaires, du côté de l'axe floral (fig. 982).

b) Chez les *Gymnospermes* (Conifères....), les carpelles restent *toujours ouverts*, en manière d'écailles (fig. 994, I, *a*), et ils se réduisent strictement à l'ovaire, sans style, ni stigmate, contrairement aux carpelles d'Angiospermes, qui sont toujours pourvus d'un stigmate, pour recevoir et faire germer le pollen.

De là, la distinction des Phanérogames en *Stigmatées* et *Astigmatées*.

Nombre des carpelles. — Chez les Dicotylédones, les carpelles sont généralement beaucoup moins nombreux que

les étamines ; on peut citer, comme exceptions, diverses Renonculacées (fig. 978), le Magnolier, le Fraisier. Chez les Monocotylédones, ils forment presque toujours un verticille *isocarpellé*, c'est-à-dire à trois carpelles, de même qu'il y a 3 sé-

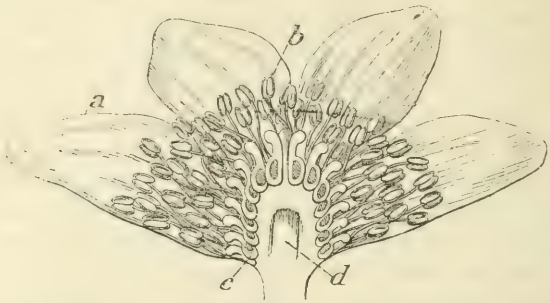


Fig. 978. — Coupe d'une fleur d'Anémone (Renonculacée). — *a*, calice pétaloïde ; *b*, étamines ; *c*, carpelles, couvrant le réceptacle (*d*).

pales et 3 pétales au périanthe (Liliacées, Iridées). Rarement le pistil des Monocotylédones est *polycarpellé* (Sagittaire).

Les carpelles peuvent d'ailleurs être *libres* ou *concrescents*, cela à divers degrés, comme les étamines : ces rapports des carpelles entre eux seront étudiés plus loin.

Irrégularité du pistil. — Le pistil est dit *régulier*, quand tous ses carpelles, ordinairement égaux, forment un ensemble symétrique par rapport à l'axe floral (Lis, fig. 981 ; Lin, Citronnier) ; *irrégulier*, dans le cas contraire.

L'irrégularité provient le plus souvent de l'avortement de certains carpelles, auquel cas il n'y a plus symétrie que par rapport à un plan, comme dans les Papilionacées (fig. 982), les Laurinées (fig. 966) et les Prunées (fig. 950), qui n'ont qu'un seul carpelle au pistil.

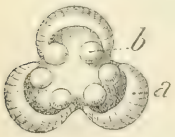


Fig. 979. — *a*, carpelles très jeunes d'Asphodèle (*Asphodelus creticus*), incurvés, mais non encore fermés, ni soudés entre eux ; *b*, ovules (Payer).

Naissance des carpelles. — Les carpelles naissent indépendamment les uns des autres sur le réceptacle (fig. 948, *f*), sous forme de petits mamelons, simultanément ou successivement, selon que les carpelles forment un verticille (Lis, fig. 981 ; Ancolie, Ombellifères), ou au contraire qu'ils sont insérés en spirale sur le réceptacle (Fraisier, fig. 891 ; Renoncule, fig. 978).

L'union des carpelles, qui est très fréquente, ne se produit que plus tard, par une véritable *soudure* de ces organes.

Quand les carpelles doivent se fermer, les mamelons carpellaires s'élargissent petit à petit et s'incurvent vers l'axe de la fleur, en manière de croissants (fig. 979, *a*), dont les bords se rapprochent et se soudent, tandis que l'extrémité supérieure bientôt se ferme : après quoi seulement, si le pistil doit être gamocarpelle, les carpelles se soudent les uns aux autres latéralement (Lis).

Fig. 980. — Pistil du Lis. — *a*, ovaire tricarpellé ; *b*, style ; *c*, stigmate trilobé.

Rapports des carpelles entre eux. — Quand le pistil est pluricarpellé, les carpelles peuvent être soudés entre eux (*pistil gamocarpelle*) ou libres (*pistil dialycarpelle*) ; en outre, dans chacune de ces dispositions, les carpelles, considérés individuellement, peuvent être *fermés* ou *ouverts*.

Cela conduit à distinguer quatre dispositions des carpelles dans le pistil.

Angiospermie et gymnospermie. — On qualifie d'*angiospermes*, les Phanérogames, d'ailleurs toutes stigmatées, chez lesquelles les ovules se développent dans un ovaire clos, que les carpelles soient d'ailleurs individuellement ouverts ou fermés.

Leur pistil répond à trois dispositions : 1° il peut être *gamocarpelle à carpelles fermés ;* 2° *gamocarpelle à carpelles ouverts ;* 3° *dialycarpelle à carpelles fermés.*

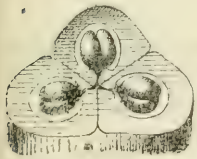


Fig. 981. — Coupe transversale de l'ovaire du Lis, à trois placentas axiles.

Les Angiospermes comprennent les Monocotylédones et les Dicotylédones.

On nomme au contraire *gymnospermes*, les Phanérogames, toutes astigmatées, dont les ovules se développent à nu, c'est-à-dire sur des carpelles toujours largement ouverts. Ce sont les Conifères, les Cycadées et les Gnétacées.

1. — Pistils angiospermes. — **1° Pistil gamocarpelle à carpelles fermés.** — Dans cette disposition, très fréquente, les carpelles (fig. 981), individuellement fermés, comme il a été dit plus haut, par rapprochement de leurs bords placentaires du côté de l'axe, sont en outre unis

entre eux latéralement, d'où résulte que les placentas sont tous situés dans l'axe de l'ovaire, et que ce dernier renferme autant de loges que de carpelles. Quant au style, il est tantôt plein, tantôt creusé d'un ou plusieurs canaux.

Dans un pistil ainsi conformé, la placentation est dite *axile*, et l'ovaire y est normalement *pluriloculaire*.

Par exemple, l'ovaire du Citronnier offre jusqu'à dix loges et par suite dix placentas axiles et dix carpelles : celui du Lin en présente cinq ; celui des Liliacées et Iridées, trois (fig. 981) : celui des Œillets, deux ; celui des Légumineuses, enfin, un seul placenta, par suite d'avortement de carpelles (fig. 982).

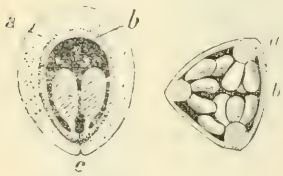


Fig. 982. Fig. 983.

Fig. 982. — Coupe transv. de l'ovaire du Pêcher; *a*, future partie charnue du carpelle; *b*, futur noyau; *c*, placenta axile biovulé.

Fig. 983. — Coupe transversale de l'ovaire uniloculaire de Violette, à trois carpelles ouverts (*b*) et trois placentas pariétaux (*a*).

Chez les Caryophyllées (Œillet : 2 carpelles, fig. 986; Silène : 3; Lychnis : 5), les loges, primitivement séparées par des cloisons, finissent par confluer en une seule, par suite de la résorption de ces dernières : le gros placenta axile, couvert d'ovules, simule alors un placenta central (voy. plus bas).

2° **Pistil gamocarpelle à carpelles ouverts.** — Dans ce second cas, les carpelles (fig. 983, *b*) sont simplement soudés entre eux par leurs bords contigus (*a*), plus ou moins infléchis en dedans ; de la sorte, l'ovaire reste *uniloculaire*, quel que soit le nombre des carpelles.

Les placentas (*a*), sont situés ici, non plus dans l'axe, mais sur le pourtour intérieur de l'ovaire, accolés deux à deux : la placentation est, en un mot, *pariétale* (fig. 917).

On peut citer : la Violette et les Cistes, dont l'ovaire comprend trois carpelles concaves et trois placentas pariétaux ; les Orchidées, qui offrent même composition : le Groseillier (fig. 997), avec deux carpelles et deux placentas pariétaux.

Pistil des Crucifères. — Chez les Crucifères, l'ovaire est régulièrement formé de deux carpelles, avec, à l'état jeune, deux placentas pariétaux (fig. 878).

Toutefois, l'ovaire cesse de bonne heure d'être uniloculaire, contrairement à la règle générale, par suite du prolongement des placentas, en manière de cloisons, vers le centre : ces

premiers moments de la germination, les diastases, agents de la digestion des réserves, manquent encore. C'est alors seulement pendant une période ultérieure que ces *principes diastasigènes* sont élaborés, par un lent travail intérieur, tandis que les réserves sont déjà entièrement constituées.

Durée de la faculté germinative. — Le temps pendant lequel la graine conserve sa faculté de germer dépend notamment de la nature des réserves qu'elle contient.

a) Cette durée est surtout longue, et en quelque sorte *indéfinie*, pour les graines à *réserve aleurique*, ou *amylacée*, ou *aleurique et amylacée* à

Fig. 1218. — Rameau de Caféier (Rubiacée), portant en bas des fruits (drupes) à divers états, en haut des glomérules axillaires de fleurs, à cinq pétales, unis à la base en long tube, cinq étamines et un pistil bicarpellé, à deux ovules (réduit de moitié).

la fois (Céréales ; Légumineuses : Pois, Sensitive ; Sarrasin). Cela tient à la consistance très ferme de ce genre de graines, qui retarde la pénétration de l'oxygène, et aussi à l'inaltérabilité de l'amidon, ainsi que de l'aleurone, à l'air.

On a vu des graines de Sensitive, vieilles de plus d'un siècle, germer comme des graines récentes ; même, des graines trouvées dans des tombeaux gallo-romains (Blé, Luzerne) n'avaient pas perdu leur faculté de développement. D'autre part, les travaux de fondation, exécutés aux abords des villes, ramènent souvent à la surface, des graines, enfouies depuis un temps parfois très long sous des matériaux de déblai et à qui il ne manquait que l'air et l'humidité pour reprendre leur développement : de

là, la réapparition locale de plantes, jadis communes dans les mêmes lieux et considérées depuis comme définitivement disparues.

b) La durée de la faculté germinative est *limitée* d'ordinaire à quelques années pour les graines oléagineuses (Ricin, Noyer). L'huile qu'elles renferment s'oxyde à la longue à l'air, en donnant naissance à des acides gras qui altèrent le protoplasme ; d'autre part, à l'humidité, ces graines, surtout lorsque leur amande est de consistance charnue, sont plus exposées que les autres aux atteintes des Moisissures.

c) Dans un certain nombre de plantes enfin, la faculté germinative de la graine n'a qu'une *durée éphémère*.

La graine du Caféier, par exemple, que l'on sèche toujours à l'ombre, si on veut l'utiliser comme semence, perd déjà sa vitalité après un séjour de quelques heures au plein soleil ; d'autres graines à albumen corné sont de même très sensibles à la dessiccation. Aussi, pour plus de sûreté, sème-t-on d'ordinaire les graines du Caféier fraiches, encore recouvertes du noyau (*parche*), et même le fruit tout entier (*cerise*), non dépulpé : ce fruit drupacé (fig. 1218), noirâtre à la maturité, est, comme l'on sait (p. 934), biséminé.

Contrairement aux graines ordinaires, qui ne se conservent bien que dans un endroit sec et peu aéré, les espèces précédentes exigent donc une certaine fraicheur ; d'où la pratique de la *stratification*, qui consiste à superposer alternativement des couches de sable humide et de graines.

C'est du reste aussi dans le sable, en boite métallique, que s'expédient commodément les graines de Caféier, qui sont destinées à la culture hors des pays d'origine ; elles y sont introduites, tantôt en parche, c'est-à-dire dépouillées seulement de la pulpe du péricarpe, et alors séchées préalablement à l'ombre, tantôt encore enfermées dans le fruit entier, ce qui assure plus complètement leur conservation.

2° **Conditions extrinsèques.** — La conformation de la graine étant normale, il reste à l'exposer à la *radiation* et à *compléter son aliment*.

1° *Radiation*. — La radiation peut être obscure (radiation calorifique) ou lumineuse.

a) *Chaleur*. — La *radiation obscure*, sous forme de *chaleur*, est indispensable à toute germination, plus généralement à toute vie ; mais les limites extrêmes de température, entre lesquelles le développement peut s'effectuer, sont des plus variables, selon la nature de la plante.

Pour chaque espèce, il y a une *température minimum* (*t*), au-dessous de laquelle la graine ne sort pas de l'état de vie latente ; une *température maximum* (T), au-dessus de laquelle la germination ne s'effectue pas davantage, par suite de l'action nuisante que la trop forte chaleur exerce sur le protoplasme ; enfin, quelque part entre ces deux limites critiques, une *température optimum* (θ), à laquelle la germination s'exerce avec le plus d'activité.

La croissance étant la manifestation la plus frappante de la vie active, on juge de la vitesse de germination par la vitesse d'accroissement de la plantule.

De part et d'autre de l'optimum thermique, le développement se fait de moins en moins vite. Mais le retard n'est pas le même pour un même écart de température (t_1), à partir de l'optimum : il est d'ordinaire plus marqué pour la température $\theta + t_1$ que pour $\theta - t_1$, et d'autant plus que t_1 lui-même grandit, parce que le maximum thermique est sensiblement plus rapproché de l'optimum que le minimum. C'est ce que montrent les courbes représentatives des variations de vitesse germinative aux diverses températures (fig. 1219).

On a trouvé, pour les plantules suivantes, librement placées au contact de l'air, les températures critiques suivantes :

	Minimum.	Optimum.	Maximum.
Courge	13°,7	33°,7	46°,2
Maïs	9°,5	33°,7	46°,2
Haricot multiflore	9°,5	33°,7	46°,2
Blé	5°	28°,7	42°,5
Orge	5°	28°,7	37°,7
Passerage (Cresson alénois)	1°,8	21°	28°
Lin	1°,8	21°	28°
Moutarde	0°	27°,4	37°,2

On voit que les trois températures critiques sont relativement basses chez les Crucifères (Passerage, Moutarde), chez le Lin, etc. ; moyennes, chez diverses Céréales (Blé, Seigle, Orge), chez le Pois, le Lupin; élevées, pour d'autres Graminées (Maïs, Sorgho), pour les Cucurbitacées (Citrouille).

Notons, en outre, que deux plantes ayant sensiblement le même minimum, comme le Passerage et la Moutarde, peuvent avoir un maximum et un optimum très différents.

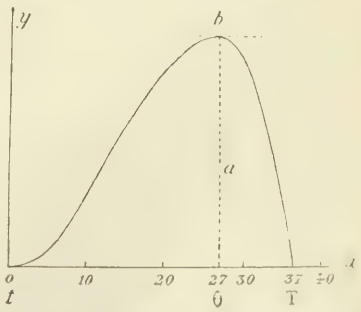


Fig. 1219. — Courbe représentative de l'influence de la température sur la croissance. — *ox*, températures ; *oy*, accroissements ; *t*, θ, T, températures critiques ; *a*, ordonnée maxima ; 0°, 27°, 37°, températures critiques pour la germination de la Moutarde.

b) *Lumière.* — Si la radiation calorifique suffit à provoquer la germination de la

graine, par contre, elle *n'assure pas la permanence* de la plante.

En effet, en se développant à l'obscurité, la plantule reste *dépourvue de chlorophylle*, c'est-à-dire privée de l'instrument, grâce auquel elle devient capable de fixer l'énergie solaire et d'assimiler l'anhydride carbonique de l'air ambiant; aussi meurt-elle d'inanition, lorsque ses réserves sont épuisées.

En vue de la constitution d'une plantule capable de durer par elle-même, la *radiation lumineuse* est donc le complément indispensable de la radiation calorifique; elle seule, sauf de rares exceptions, provoque le verdissement, et à supposer que le verdissement ait lieu à l'obscurité (Conifères,...), la plante ne saurait utiliser le pigment vert pour l'assimilation de l'anhydride carbonique, puisqu'elle manquerait de lumière. Aussi bien, le travail intérieur essentiel de la jeune plantule en voie de croissance consiste-t-il dans l'achèvement de ses corpuscules chlorophylliens (p. 975), qui sont pour elle d'une nécessité plus pressante que sa différenciation tissulaire.

Ajoutons que la lumière, en modérant la croissance (p. 439) et aussi la respiration (p. 622), contribue à donner à la jeune plante plus de solidité et de vigueur.

On a vu antérieurement l'influence des variations de pression de l'oxygène sur la croissance (p. 452) et sur la respiration (p. 623), et par suite sur la vitesse de germination.

2° *Complément de l'aliment.* — La portion d'aliment que la graine ne contient pas en réserve dans ses tissus et qu'elle puise directement dans le milieu ambiant comprend :

1° De l'*eau*, qui ramène le corps protoplasmique des cellules à l'état d'imbibition, compatible avec la manifestation de la vie active et les échanges nutritifs qu'elle comporte; sous ce rapport, l'absorption d'eau rétablit la graine dans l'état où elle se trouvait à l'intérieur du fruit, avant la maturité;

2° De l'*oxygène* libre, destiné non seulement à entretenir la respiration, très active dans la jeune plantule, et par suite à être éliminé sous forme d'anhydride carbonique, mais encore, pour une part souvent très notable, à être incorporé à l'embryon en vue d'actions chimiques présentes ou ultérieures, en quoi véritablement l'oxygène représente un aliment (p. 616 et 618).

La *proportion d'eau* compatible avec une bonne germination est très différente, selon la nature des graines.

Ainsi, les graines de Lupin blanc germent facilement dans une terre très humide et même directement dans l'eau, si cette dernière est suffisamment renouvelée ; il en est de même des graines oléagineuses des Crucifères (Cresson). Celles du Haricot, du Pois, des Céréales, etc., toutes riches en amidon, demandent sensiblement moins d'humidité : il en faut moins encore pour les graines oléagineuses du Ricin, de la Courge, de l'Amandier, surtout lorsque la température est assez éloignée de l'optimum.

Pouvoir absorbant. — Le poids d'eau, nécessaire à saturer une graine et par suite à la gonfler entièrement, dépend de sa taille, de la nature et de la densité de ses réserves : aussi le *pouvoir absorbant*, c'est-à-dire le poids d'eau, absorbée par 100 grammes de graines mûres et sèches, est-il sujet à variation dans une même espèce, selon les circonstances qui ont accompagné la fructification. Lorsque, par exemple, l'été est très humide, le développement normal des réserves se trouve entravé, et par là même le pouvoir absorbant de la graine diminue.

Ce sont les principes albuminoïdes (aleurone....), qui jouent le rôle prépondérant dans l'absorption de l'eau, à l'inverse de l'amidon et des corps gras, qui ne s'imbibent que fort peu.

Le pouvoir absorbant moyen est faible pour les graines très amylifères, comme les Céréales (47, pour le Blé ; 38 seulement, pour le Maïs ; très élevé, au contraire, pour les Légumineuses, riches en aleurone (110, pour le Haricot ; 125, pour le Lupin). En se saturant d'eau, les graines de Lupin blanc doublent sensiblement de volume.

Résumé. — En résumé, de l'*eau*, de l'*oxygène* et de la *chaleur*, voilà les conditions ambiantes, strictement nécessaires à la germination de la graine. Il faut y ajouter la *lumière*, si l'on envisage la constitution d'une plante indépendante.

Exosmose des réserves. — Lorsqu'on abandonne des graines mûres dans l'eau froide, divers principes osmosables (hydrates de carbone, sels) s'y accumulent et diminuent sensiblement le poids de matière sèche des graines. Les Légumineuses (Lupin, Haricot) cèdent de la sorte une forte proportion de leur galactane, ainsi que des sulfates et phosphates ; par contre, les albuminoïdes solubles (légumine....), principes non diffusibles, restent en totalité dans la graine.

La submersion peut être prolongée pendant plus de dix jours pour le Lupin blanc dans une eau fréquemment renouvelée, sans que la faculté germinative subisse aucune atteinte. Si l'eau n'est pas renouvelée, les Bactéries putréfiantes apparaissent dès les premiers jours, dans un milieu aussi nutritif, et la graine entre en décomposition.

Dès que la germination commence et que la radicule de l'embryon se montre au dehors du tégument, l'exosmose, qui s'effectuait encore jusque-là à la faveur de la vie latente, comme dans un osmomètre inerte et fermé (fig. 573), cesse de se produire.

Influence des sels, du chlore, etc., sur la germination. — Si l'eau ambiante renferme des *sels* nourriciers, comme c'est le cas pour l'eau terrestre, la graine les absorbe et les assimile au cours de la germination, dans la mesure de ses besoins, tout comme ceux qu'elle contenait déjà, à moins que la dissolution saline ne dépasse une certaine concentration. L'absorption des sels est minime au début de la germination.

Dans l'eau de mer, il ne se produit pas de germination de plantes terrestres, parce que les sels y sont assez abondants pour plasmolyser les cellules (p. 406) et par suite pour arrêter la croissance.

La *fleur de soufre pure*, complètement débarrassée d'acide sulfureux et d'acide sulfurique, n'exerce aucun effet sensible sur la germination.

Par contre, une solution étendue d'*acide sulfureux* est toujours nuisible : elle retarde, suspend ou arrête le développement, selon sa concentration, d'ailleurs toujours très faible, même dans le dernier cas.

L'*acide sulfurique* agit comme stimulant de l'embryon, pourvu que la dissolution n'en renferme pas plus de 2 millièmes.

La solution aqueuse de *chlore* très étendue contribue de même à ranimer la graine et à hâter la germination, par une action indirecte sur la respiration ; le chlore, en décomposant l'eau, met en effet de l'oxygène en liberté.

D'autre part, l'acide chlorhydrique, qui prend naissance dans cette dissolution, peut, comme l'acide sulfurique, joindre son action stimulante à celle de l'oxygène.

Les vapeurs d'*éther*, de *chloroforme*, ainsi que celles des autres *anesthésiques*, suspendent la germination ou l'arrêtent définitivement, selon la durée de leur action.

Les *antiseptiques* (acide salicylique, thymol, lysol, phénol,...), même en solution étendue (1-2 p. 100) tuent rapidement la graine.

2. — Marche de la germination. — Les conditions de la germination précédemment définies étant réalisées, voyons comment l'embryon se développe en une petite plantule verte, entièrement différenciée en tant qu'organisme végétatif, c'est-à-dire pourvue d'une racine, d'une tige et de feuilles, le tout à structure primaire.

Pour cela, déposons les graines dans de la terre ou dans du sable humides, ou encore, pour plus de commodité, sur de la mousse ou du coton humectés d'eau (Blé, Avoine, Lupin), ou sur une éponge imbibée (Passerage), etc., à une température convenable, optimale autant que possible, à l'air et à la lumière (fig. 298).

Il y a lieu d'étudier successivement :

1° Les *phénomènes morphologiques*, externes et internes, de la germination ;

2° Les *phénomènes physiologiques*.

1° Phénomènes morphologiques externes de la germina-

tion. — 1° *Graines sans albumen.* — Considérons d'abord, parmi les graines sans albumen, celles dont le développement s'effectue avec le plus de régularité (Lupin, Haricot commun, Courge, Erable), puis celles qui sont frappées d'arrêt local de développement (Fève,...).

a) *Développement normal : Lupin.* — A mesure que la graine se gonfle en s'imbibant d'eau, le tégument inerte se distend fortement sous la pression de l'embryon, qui accumule en effet de l'eau dans ses parenchymes, en vertu du fort pouvoir osmotique du contenu de ses cellules (protoplasme, aleurone, galactane).

La *radicule s'allonge la première* (fig. 1220, *B*), et comme sa pointe touche dès l'abord le tégument, elle ne tarde pas à perforer la région micropylaire. Aussi, dès les deux premiers jours, voit-on la jeune racine d'un Haricot ou d'un Lupin poindre au dehors et se diriger de haut en bas, grâce à son géotropisme positif, quelle que soit la position de la graine soumise à la germination. Pour les graines précitées, la sortie de la radicule s'effectue au voisinage immédiat du hile, parce que les ovules dont elles procèdent sont campylotropes (Haricot); il en est de même pour les graines issues d'ovules anatropes (Courge, Violette).

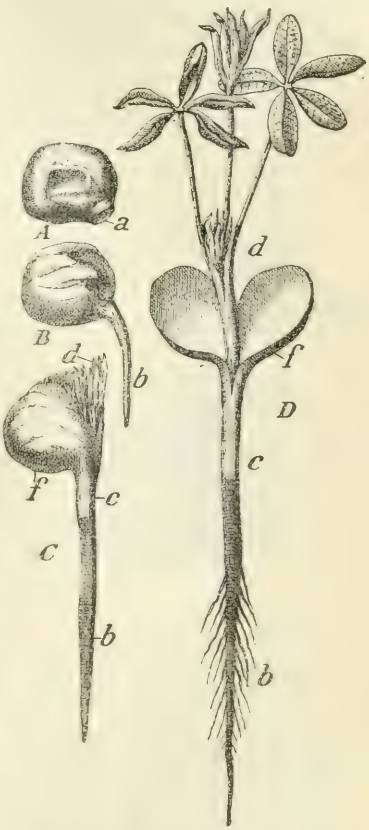


Fig. 1220 et 1221. — Germination du Lupin blanc. — *A*, graine (grand. nat.); *a*, hile. — *B*, *b*, racine. — *C*, *c*, hypocotyle; *f*, cotylédons, en voie d'écartement; *d*, premières feuilles de l'épicotyle. — *D*, plantule, après vingt jours (un peu réduite); *d*, épicotyle avec les premières feuilles épanouies.

Dans la Courge, la sortie de la racine est facilitée par la présence d'un bourrelet spécial ou *talon* (fig. 1223, *a*), placé latéralement, à la base de la tigelle : en se gonflant, lors

de la reprise d'activité, ce talon soulève la portion avoisinante du tégument et contribue à le déchirer.

Tandis que la racine, encore simple, s'enfonce dans le sol et acquiert une teinte plus foncée, la *tigelle*, soulevant avec elle les cotylédons, s'accroît à son tour, mais de bas en haut, étant négativement géotropique. Elle donne naissance au premier entrenœud ou *hypocotyle* de la tige, qui ne dépasse d'ordinaire pas dix centimètres (fig. 1220, *C*, *c*). L'hypocotyle se distingue de bonne heure de la racine par la surface unie de son épiderme, par sa teinte verte plus ou moins foncée et par son diamètre plus large : la zone externe séparatrice de la racine, à surface brune, et de l'hypocotyle, à surface claire, se nomme *collet*. On a vu antérieurement que le niveau de ce *collet externe* est parfois très différent de celui du *collet anatomique* (p. 274).

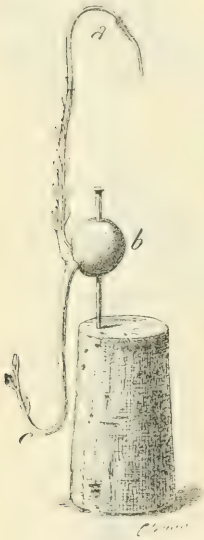


Fig. 1222. — Plantule de Pois retournée, et placée sous une cloche humide. Recourbement géotropique de la racine (*a*) et de la tige (*c*). — *b*, cotylédons et tégument. On voit les trois rangs naissants de radicelles, non encore recourbés vers le bas.

Bientôt le *tégument*, desséché et de plus en plus ouvert par suite de l'accroissement des cotylédons, se détache et tombe.

Les *cotylédons*, jusque-là appliqués l'un contre l'autre, s'écartent, parce qu'ils s'accroissent plus activement sur leur face interne que sur la face opposée (fig. 1220, *f*), et, librement exposés à la lumière, ils ne tardent pas à verdir. Ce sont là les *deux premières feuilles* de la plante, toujours opposées, nourricières à la fois par les réserves qu'elles tiennent de la plante mère et par les produits actuels de l'assimilation de l'anhydride carbonique. En même temps que leur surface s'accroît, les cotylédons s'amincissent, à cause du départ des réserves, et leur structure devient purement celle des feuilles; mais leur contour arrondi ou ovoïde, parfois bilobé (Crucifères), suffit toujours à les distinguer des feuilles végétatives ultérieures, dont le limbe est plus ou moins découpé (fig. 1220, *d*).

La *gemmule*, désormais mise à nu par l'écartement des cotylédons, se développe en dernier lieu ; elle donne la tige

feuillée proprement dite ou *épicotyle* (*d*), c'est-à-dire toute la tige de la plante, moins l'hypocotyle.

Les premières feuilles de l'épicotyle, dites *feuilles primordiales* (fig. 1225, *b*, *d*), se distinguent d'ordinaire facilement des suivantes ou *feuilles définitives* (*f*) par une forme plus simple et aussi par un autre mode d'insertion (p. 314). Dans le Haricot, par exemple, les deux feuilles primordiales (fig. 1176, *D*), qui font suite aux cotylédons, sont opposées

Fig. 1223.

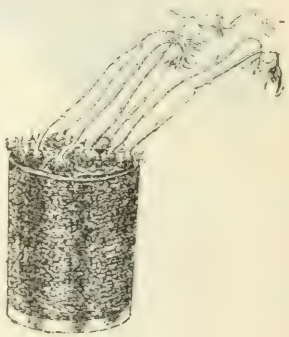


Fig. 1224.

Fig. 1223. — Plantule de Courge (*Cucurbita Pepo*). — *a*, talon de la base de l'hypocotyle ; *b*, hypocotyle ; *c*, cotylédons foliacés et cône végétatif, commençant à produire des feuilles (grand. nat.).

Fig. 1224. — Germination de Vesce (*Vicia sativa*), soumise à l'action d'une lumière unilatérale, venant de droite : courbure phototropique de l'épicotyle.

et unifoliolées, tandis que les feuilles normales sont alternes et trifoliolées.

Au bout de quelques semaines de germination, l'embryon est de la sorte devenu une plantule feuillée, capable de vivre, comme la plante adulte, d'une part, aux dépens des sels terrestres qu'absorbe sa racine, maintenant ramifiée, d'autre part, aux dépens de l'anhydride carbonique de l'air, tout cela grâce à l'assimilation chlorophyllienne de cet aliment. Les réserves cotylédonaires sont alors d'ordinaire épuisées.

Dans certaines plantes (Haricot, Lupin), les cotylédons, une fois ridés et desséchés, tombent, en laissant une cicatrice sur la tige ; dans d'autres, au contraire (Courge), ils continuent à

s'accroître, restent verts et fonctionnent plus ou moins longtemps, à la manière de feuilles normales (Crucifères,...).

b) Arrêts de développement : Pois. — Il arrive fréquemment (fig. 1224) que la tigelle ne s'accroisse pas en hypocotyle, ou du moins que son développement reste très limité ; en outre, les cotylédons, au lieu de s'écarter, peuvent rester étroitement appliqués l'un contre l'autre, ce qui oblige la gemmule à se frayer un chemin entre les cotylédons, par la voie la plus courte, pour arriver au dehors.

Ces *arrêts de développement* modifient sensiblement l'aspect de la jeune plantule.

Fig. 1225. — Jeune plant de Tomate. — *a*, cotylédons, courtement pétiolés ; *b*, *c*, *d*, feuilles primordiales de plus en plus compliquées ; *f*, feuille adulte.

Dans le Pois et la Fève, par exemple (fig. 1222), peu après l'apparition de la racine, on voit la gemmule se développer en épicotyle sur le côté de la graine, dans le prolongement même de la racine, dont elle n'est séparée que par un renflement hypocotylé très court.

Les cotylédons, toujours unis l'un à l'autre, même après la décomposition du tégument, restent donc ici à l'endroit même où la graine a été semée, tandis que, dans le cas précédent, ils sont soulevés au-dessus du sol, par suite de l'allongement de l'hypocotyle ; dans le premier cas, ils ne verdissent que s'ils se trouvent à fleur de terre.

Germination épigée et hypogée. — On nomme *cotylédons épigés*, ceux qui, la graine étant semée à proximité de la surface, sont soulevés par l'hypocotyle au-dessus du sol (Lupin, Courge, Radis, Erable) et *cotylédons hypogés*, ceux qui restent en place, faute d'allongement sensible de la tigelle (Fève, Marronnier, Chêne).

Remarquons qu'un même genre (Lupin), parfois même une

famille entière (Crucifères, Cucurbitacées), offre d'ordinaire le même type de germination ; il y a pourtant des exceptions.

Ainsi, certaines espèces de Haricot, comme le Haricot commun, sont nettement épigées, alors que d'autres, comme le Haricot d'Espagne (*Phaseolus multiflorus*), sont hypogées (fig. 1176).

2° *Graines avec albumen.* — *a*) *Développement normal* : *Ricin.* — Dans les graines albuminées à développement normal (Ricin), la racine et l'hypocotyle se constituent d'abord comme dans le cas précédent (fig. 1226, IV, V), ce qui entraîne le soulèvement du reste de la graine. Mais ici, les cotylédons, nettement épigés, ne peuvent s'épanouir dans l'air, ni la gemmule s'allonger en épicotyle (VI, *g*), que

Fig. 1226 et 1227. — Germination du Ricin. — IV, *a*, racine. — V, plantule de Ricin; *d*, coiffe (peu apparente extérieurement); *a*, région unie; *b*, région pilifère; *c*, hypocotyle infléchi; à droite, tégument, couvrant encore l'albumen et les cotylédons. — VI, plantule, après trois semaines de germination (réduite de moitié); *a*, pivot et coiffe; *b*, radicelles en quatre rangées; *c*, collet extérieur; *d*, hypocotyle; *f*, cotylédons verdis, pétiolés; *g*, épicotyle avec ses premières feuilles palmilobées (*h*).

lorsque l'épaisse couche d'albumen qui les enveloppe, tout au moins la partie qui correspond aux bords des cotylédons, a été épuisée par l'embryon.

Lorsque l'épanouissement est effectué (VI, *f*), il reste d'ordinaire encore, sur la face externe des cotylédons, une mince lame d'albumen, qui peu à peu se dessèche et tombe : on remarque alors que les membranes cellulaires, qui composent presque à elles seules cette pellicule résiduelle, se colorent

en rouge brun ou en bleu par l'eau iodée, ce qui est l'indice d'un commencement de digestion de la cellulose.

b) *Développement raccourci.* — Au lieu d'être épigée, comme dans le cas précédent, la germination des graines avec albumen reste hypogée dans les Graminées (fig. 1229 et 1230), dans les Liliacées, et la généralité des autres Monocotylédones ;

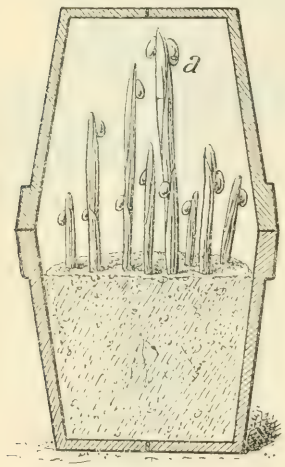


Fig. 1228.

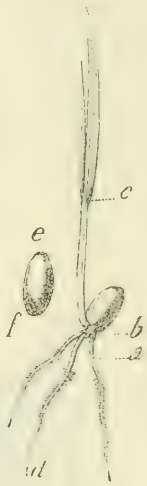


Fig. 1229.

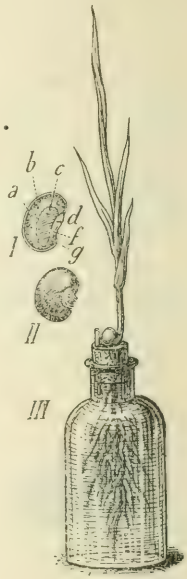


Fig. 1230.

Fig. 1228. — Démonstration de la sudation du Blé ou de l'Avoine. — *a*, gout telette exosmosée au sommet de chaque feuille par une fissure aquifère.

Fig. 1229. — Germination du Blé. — *a*, racines latérales ; *d*, racine terminale ; *b*, coléorhize ; *c*, préfeuille et première feuille proprement dite ; *e*, grain intact ; *f*, embryon, vu par transparence.

Fig. 1230. — I, section du grain de Maïs. — II, le même, entier, montrant l'embryon ; *a*, péricarpe et tégument séminal ; *b*, albumen farineux ; le reste, embryon, avec *c*, cotylédon ; *d*, gemmule ; *f*, tigelle ; *g*, radicule, incluse dans la base de la tigelle. — III, culture d'une jeune plantule en solution nutritive.

l'albumen, ainsi que le cotylédon, restent alors à l'endroit où la graine a été tout d'abord posée.

Chez toutes les Graminées, la radicule est *endogène* (p. 922) : elle doit donc, pour arriver au dehors, traverser non seulement le tégument et le péricarpe, mais l'extrémité inférieure de la tigelle ; celle-ci, franchie par digestion, lui constitue une sorte de collerette basilaire, dite *coléorhize* (fig. 1229, *b*).

Les racines coléorhizées sont rares chez les Dicotylédones ;

dans ce groupe de Phanérogames, la radicule se constitue à l'extrémité même de la tigelle, et non dans son intérieur.

Germination des Graminées, des Palmiers. — *a*) Chez les Graminées (Blé, Maïs), l'embryon est situé latéralement sous le péricarpe (fig. 1191).

Le cotylédon, en forme d'écusson, appliqué tout d'abord contre l'albumen farineux, absorbe l'albumen adjacent, qu'il digère préalablement de proche en proche, grâce à son épiderme diastasigène, aidé en cela par l'albumen lui-même, et notamment par son assise protéique périphérique, nommée pour cette raison *assise digestive* (fig. 1191, *b*). Or, pendant cette résorption, le cotylédon ne s'accroît pas sensiblement ; son action digestive propre s'exerce donc à la longue à distance sur l'albumen.

Quand la digestion est achevée, le cotylédon se flétrit, sans avoir verdi, même à la lumière ; puis il se décompose, ainsi que le péricarpe.

La plantule s'élève alors, après environ vingt jours de germination, à quinze ou vingt centimètres au-dessus du sol. A sa base, on remarque, outre la racine terminale, encore simple, d'ordinaire deux racines latérales, issues des flancs de la tigelle (fig. 1229, *a* et 1192, I, *c*) et qui semblent être de simples radicelles. L'épicotyle, encore très court, porte une première feuille, dite *préfeuille* (p. 941), réduite à une gaine blanchâtre (fig. 1228, en bas) ; cette gaine donne passage, par une fente latérale, à la première feuille proprement dite (fig. 1228, *a*), qui est verte et pourvue d'un limbe et d'une gaine, cette dernière fendue dans toute sa longueur. Les autres feuilles se succèdent ensuite dans l'ordre distique.

b) Chez les Palmiers, le pétiole cotylédonaire s'allonge vers le bas, au point que la radicule, la tigelle et la gemmule se trouvent plus ou moins profondément enfoncées dans le sol, alors que le limbe du cotylédon et l'albumen, tantôt charnu, tantôt corné, qui l'enveloppe, restent à leur place primitive. Il en résulte que toute la base de l'épicotyle (environ 50 centimètres dans le Phytélephas) reste enfouie en terre, circonstance favorable à la fixation de la plante ; car les racines des Palmiers sont simplement, comme l'on sait, fasciculées.

Dans la graine du *Cocotier*, le cotylédon unique est le siège d'un remarquable développement pendant la germination. Il remplit, en effet, la vaste cavité centrale de la graine (fig. 1193), ce qui développe singulièrement la surface par laquelle s'opère la digestion de l'albumen charnu, qui, dans cette volumineuse graine, ne forme qu'une couche pariétale (*c*).

3° *Graines à endosperme.* — Parmi les Phanérogames gymnospermes, la majorité des Conifères (Pin) offrent une germination épigée, avec feuilles primordiales nettes ; les Cycadées, au contraire, sont hypogées.

Dans le Pin pignon (fig. 1217), l'hypocotyle atteint environ 10 centimètres (III, *b*), et ses treize cotylédons aiguillés (*c*) sont permanents ; les feuilles suivantes ou *feuilles primordiales* (*d*) sont courtes et isolées, et non aiguillées et groupées par deux, comme les feuilles définitives ultérieures (IV, *b*).

Dans le Sapin, l'hypocotyle est terminé par un verticille

de 5 à 7 cotylédons, suivi d'un verticille d'un nombre égal de feuilles primordiales, alternes avec les cotylédons, mais plus courtes. Pendant la seconde année seulement commencent à apparaître les feuilles définitives alternes (p. 315).

Résumé. — En résumé, la radicule de l'embryon se développe d'abord en racine ; puis la tigelle s'allonge en hypocotyle (germination épigée) ou reste rudimentaire (g. hypogée). Les cotylédons s'ouvrent, non sans avoir consommé l'albumen (ou l'endosperme), si ce tissu nourricier existe encore ; parfois cependant ils restent appliqués l'un contre l'autre ; enfin la gemmule produit l'épicotyle ou tige feuillée proprement dite.

La jeune plantule offre souvent trois sortes de feuilles : les *feuilles séminales* ou cotylédons, les *feuilles primordiales* et les *feuilles définitives* ou normales, ces dernières n'apparaissant parfois que la seconde année (Sapin,...).

2° **Phénomènes morphologiques internes.** — Dès les premiers temps de la germination, la structure des membres de la la plantule, jusque-là seulement ébauchée, *se différencie en structure primaire.*

Les stomates se constituent, ou s'achèvent (divers cotylédons, fig. 1202); les cellules de parenchyme se multiplient. Les cordons procambiaux de la tige, des feuilles et des cotylédons, s'organisent en faisceaux libéroligneux ; ceux de la racine forment des faisceaux alternativement ligneux et libériens.

D'autre part, au sein même des cellules, les *corps chlorophylliens* (fig. 1232, *b*) acquièrent leur aspect définitif dans la portion aérienne de la plantule, lui assurant par là une existence indépendante.

Le verdissement des cotylédons est particulièrement marqué dans les formes foliacées (Ricin, Erable).

Après le départ des réserves, la structure des cotylédons foliacés devient tout à fait celle des feuilles ordinaires : dans le Ricin, dans le Lierre (fig. 1203), le faisceau libéroligneux de la nervure médiane offre même un bois (*b*) assez développé.

Quant aux cotylédons tubéreux, les uns produisent des chloroleucites nets (Lupin, Pois, fig. 1233, *b*) ; d'autres, au contraire (Marronnier, Châtaignier, Chêne), n'en offrent que les rudiments, sous forme de vésicules plasmiques vertes, à substance propre peu dense, enveloppant les grains d'amidon, et, dans ce cas, le protoplasme est lui-même plus ou moins

imprégné de chlorophylle, ce qui donne au contenu cellulaire l'aspect uniformément vert.

Naissance des corps chlorophylliens. — On sait déjà (p. 74) que, dans une phase originelle, celle de l'embryon en voie de formation au sein de l'ovule, certaines vésicules protoplasmiques, à contenu peu apparent et plus ou moins fluide, considérées d'ordinaire comme des ébauches de plastides, sont de bonne heure le siège d'un dépôt de grains d'amidon (fig. 1231, *c*), simples ou composés, et que ces derniers disparaissent ensuite, à mesure qu'à leur place se constitue la substance réticulée d'un leucite ou plastide nettement apparent (*d*), qui finit par remplir la cavité de la vésicule vivante primitive (*f*).

A la maturité de la graine, ces leucites ordinairement incolores (Haricot) ou jaunâtres (Lupin), parfois verdâtres (Pois), peuvent renfermer encore une partie de leur amidon nourricier (Haricot, fig. 97) ou en être entièrement dépourvus (Lupin blanc, fig. 1231, *f*); il ne leur reste plus qu'à verdir, pour devenir des corps chlorophylliens complets.

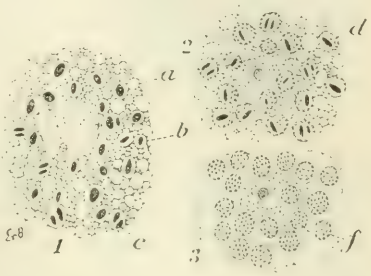


Fig. 1231. — Formation des chloroleucites de l'embryon du Lupin (*L. mutabilis*). — *1*, très jeune; *2*, presque mûr; *3*, mûr; *a*, réseau protoplasmique; *b*, ébauche des leucites; *c*, amidon; *d*, chloroleucites nets avec reste d'amidon; *f*, les mêmes mûrs, sans amidon (gr. : 1000).

Or, dès les premiers jours de la germination, une *nouvelle production d'amidon*, en grains ordinairement composés (fig. 1232), s'effectue dans ces leucites, dont la substance ne forme qu'un revêtement délicat aux granules amylacés inclus; après quoi, ici encore, ces derniers se résorbent, à mesure que les chloroleucites acquièrent leur taille définitive.

L'amidon transitoire de germination, surtout abondant dans la tigelle (fig. 1249), se constitue aussi bien à l'obscurité qu'à la lumière; car il résulte d'une simple transformation des réserves préexistantes de la graine, et notamment des principes albuminoïdes. Cet amidon transitoire apparaît aussi dans les cotylédons (fig. 1233), excepté toutefois dans ceux à réserve purement amylacée (Chêne).

Si donc les cotylédons sont farineux (Haricot, Pois), c'est-à-dire aleuriques et amylacés, ils renferment, dès le début de la germination, deux sortes d'amidon (fig. 1232) : d'une part, l'amidon de réserve (*a*), en gros grains ordinairement simples, et non encore attaqués à cette phase précoce; d'autre part, l'amidon de germination (*b*), formé de grains plus petits et composés.

Ce qui porte à admettre l'origine albuminoïde, tout au moins partielle, de cet amidon de germination, c'est : 1° qu'il se forme activement dans les cotylédons des graines exclusivement aleurifères (Lupin blanc), cela dès après la résorption de l'aleurone, par exemple le second jour de la germination; 2° que, dans les cotylédons amylacés, il apparaît dès cette phase précoce où l'amidon de réserve est encore inattaqué, alors que

seul l'aleurone a été digéré ; 3° qu'il manque dans les cotylédons à réserve purement amylacée.

Ajoutons toutefois que, bien probablement, les corps gras participent aussi à la production de l'amidon transitoire de germination ; car les embryons des graines aleuriques et oléagineuses (Ricin, fig. 1249) en élaborent généralement une plus forte proportion que ceux des graines aleuriques, ou aleuriques et amylacées.

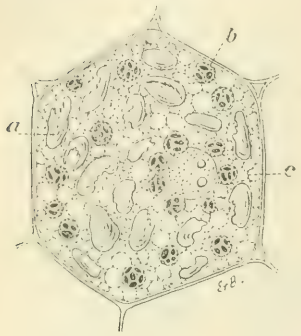


Fig. 1232. — Cellule du parenchyme cotylédonaire du Haricot, pendant la germination. — *a*, grain d'amidon de réserve corrodé : — *b*, chloroleucites avec grains d'amidon transitoire ; *c*, réseau protoplasmique et noyau (gr. : 800).

Ces grains d'amidon transitoire servent, comme ceux du premier âge (p. 74), et concurremment avec certains principes azotés du suc cellulaire, à *parachever la structure des corps chlorophylliens* à la lumière. Et en effet, pendant les premières semaines du développement, on les voit se résorber (fig. 1233), dans la mesure où la substance albuminoïde du leucite, maintenant vert, s'accroît, et le chloroleucite est définitivement constitué, apte à se multiplier et à agir, lorsqu'il ne reste plus ou presque plus trace de l'amidon formateur inclus.

C'est ainsi que l'hypocotyle du Lupin, du Haricot commun, etc., montre, après quinze jours environ de germination, des grains de chlorophylle sans amidon dans les assises corticales externes; tandis que, dans l'endoderme et les assises voisines, les grains d'amidon, faute de lumière, ont subsisté presque intacts et ne montrent qu'un mince revêtement vert ; dans la moelle, où il n'y a pour ainsi dire pas verdissement, il n'y a pas non plus résorption appréciable d'amidon.

Résumé. — On voit que la formation des corps chlorophylliens de la plantule s'opère en deux fois : 1° d'une part, le substratum incolore ou leucite se constitue, dès avant la maturité de la graine ; 2° d'autre part, il se complète et s'imprègne de chlorophylle pendant la germination, tout cela aux dépens d'un principe figuré, l'amidon transitoire, et nécessairement aussi aux dépens de principes azotés, etc., empruntés au suc cellulaire.

On voit par là même pourquoi l'amidon de germination, comme celui du premier âge, est transitoire.

3. — Phénomènes physiologiques de la germination. — Les phénomènes physiologiques, qui sont plus particulièrement actifs pendant la phase germinative, sont, d'une part, la *respiration*, qui se trouve peu à peu compensée dans

la perte de carbone par laquelle elle se traduit, et plus tard largement surpassée, par l'assimilation chlorophyllienne de ce même aliment ; d'autre part, et c'est là le phénomène essentiel, la *digestion des réserves*.

1° Respiration de la plantule. — La respiration a fait l'objet d'une étude générale antérieure (p. 610).

Quand les plantules considérées sont incolores, l'échange gazeux respiratoire s'effectue à la lumière comme à l'obscurité, à cette différence près qu'il est un peu moins actif dans le premier cas que dans le second (p. 622).

Non seulement l'intensité respiratoire est très grande dans toutes les jeunes plantules (p. 618), mais le rapport respiratoire, d'ordinaire inférieur et voisin de l'unité, peut descendre au début de la germination, dans les espèces oléagineuses, jusqu'à 0,6 (Chanvre, Ricin) et même à 0,3 (Lin) ; ce qui montre qu'une notable proportion d'oxygène (les 0,4, dans le premier cas ; les 0,7, dans le second), loin de reparaître sous la forme d'anhydride carbonique, est incorporée à la plantule ou employée à des combustions autres qu'une combustion de carbone (p. 612). Une partie de cet oxygène fixé sert bien probablement ici à oxyder l'huile et d'autres principes pauvres en oxygène, en vue de la constitution de l'amidon transitoire, corps beaucoup plus oxygéné, qu'élaborent toutes les jeunes plantules, même quand les graines correspondantes ne renferment pas d'amidon de réserve (p. 975).

Les conséquences des combustions qui s'exercent si activement dans la plantule sont de deux ordres :

1° Il y a, d'une part, *perte de carbone*, sous forme d'anhydride carbonique, et, accessoirement, perte d'hydrogène (celui des corps gras par exemple) à l'état d'eau ; c'est ce qui résulte de la comparaison des analyses quantitatives d'un poids donné de graines intactes, entièrement desséchées à 110°, et des plantules, elles-mêmes desséchées, issues d'un poids égal des mêmes graines ;

2° Il y a, d'autre part, *production d'énergie*, spécialement *dégagement de chaleur* (p. 640) : on a vu comment on peut mesurer la quantité de chaleur dégagée, et en outre quelles actions exothermiques, autres que les oxydations, peuvent contribuer à la produire (p. 646).

La perte de carbone due à la respiration est maximum à l'obscurité. A la lumière, elle est diminuée, tout à la fois

par la dépression respiratoire qu'occasionne la radiation et par l'assimilation chlorophyllienne. Cette dernière fonction devient prépondérante, à la pleine lumière du jour, dès que les premières feuilles végétatives sont bien épanouies : alors commence l'émission d'oxygène, corrélative du gain de carbone réalisé par la plantule. A ce moment, l'hypocotyle est plus ou moins décoloré, tout au moins dans sa région inférieure, et sa puissance d'assimilation est négligeable.

2° Digestion des réserves. — Les réserves nutritives étant en majeure partie insolubles dans l'eau (amidon), ou inosmosables (albumine), leur assimilation par les éléments cellulaires de la plantule est nécessairement subordonnée à des transformations chimiques préalables. Ces transformations s'opèrent, suivant la règle générale applicable aux matières organiques, par le moyen de *principes diastasiques*, qui agissent, comme l'on sait, par *hydratation* (p. 510 et 88) : les réserves de l'albumen ou des cotylédons sont, en un mot, l'objet d'une *digestion*. Cette digestion est purement *intra-embryonnaire* dans les graines sans albumen ; essentiellement *extraembryonnaire* dans les graines qui en possèdent.

La digestion la plus importante est celle des grains d'aleurone, de l'amidon et de l'huile, ainsi que celle des membranes cellulaires de l'albumen ; les diastases correspondantes se nomment *pepsine*, *amylase* (diastase proprement dite), *saponase* et *cellulase* ou *cytase*. Cette dernière, à la vérité, n'a pas encore été isolée ; elle n'est connue que par ses effets.

Les sels minéraux, le galactane, le glucose, etc., sont au contraire directement diffusibles et assimilables.

Rappelons ici que l'amylase, qui est la diastase la plus anciennement connue, a été extraite, il y a plus de soixante ans, du malt (poudre d'orge germée, p. 89) ; le même principe existe dans la salive et dans le suc pancréatique.

Etudions ici quelques exemples particuliers de digestion.

I. — Graines sans albumen. — 1° Lupin blanc. — Dans les cotylédons de cette graine, la réserve figurée consiste en gros grains d'aleurone (fig. 1207), ainsi qu'en cellulose de réserve, appliquée sur les membranes (fig. 1234, *b*).

En présence de l'eau, la portion soluble des grains d'aleurone disparaît, et ces derniers reparaissent sous l'aspect réticulé qu'ils offraient avant la maturité (fig. 1208). Dès les premiers jours de la germination, ils se fragmentent, sous l'attaque d'une pepsine, à la faveur des acides libres du suc cellulaire (acide citrique, oxalique) et se réduisent rapidement

à l'état de poudre de plus en plus ténue, qui bientôt est entièrement liquéfiée, transformée en une sorte de *peptone*.

Mais les choses ne s'arrêtent pas, comme chez les animaux, à la production de ce composé encore complexe. Une transformation plus profonde, opérée par dédoublement, sans doute avec l'aide de l'oxygène atmosphérique si énergiquement fixé alors par la plantule, entraîne la production de composés cristallisables de l'ordre des *amides* (fig. 1233 et 1236), notamment l'*asparagine* et la *leucine* (p. 96).

Pendant ce temps, le soufre aleurique passe par oxydation à l'état d'acide sulfurique et par suite de sulfates, tandis que les phosphates, jusqu'alors à l'état de combinaison instable avec des principes albuminoïdes (p. 952), redeviennent libres dans la cellule.

L'asparagine et la leucine sont assez abondantes dans le Lupin blanc pour saturer le suc de la plantule ; aussi ces amides cristallisent-elles

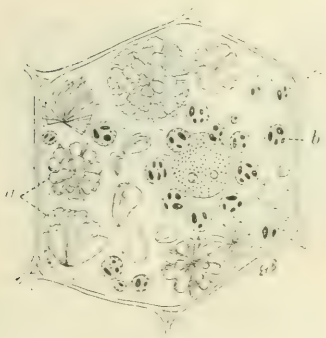


Fig. 1233.

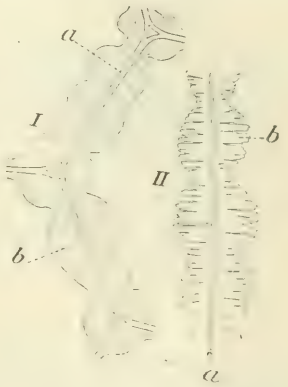


Fig. 1234 et 1235.

Fig. 1233. — Cellule de parenchyme de l'hypocotyle (4 cm.) du Lupin blanc, après séjour dans la glycérine pure. — *a*, leucine ; *b*, corps chlorophylliens, avec reste de leur amidon transitoire formateur (gr. : 1200).

Fig. 1234 et 1235. — I, membrane intacte d'une cellule cotylédonaire du Lupin (*Lupinus angustifolius*) ; *a*, membrane primaire cellulosique ; *b*, couche apposée de cellulose de réserve. — II, la même pendant la germination ; *b*, corrosions de la réserve cellulosique, qui mettront à nu *a* (Nadelmann).

rapidement dans les coupes de l'hypocotyle ou des cotylédons, plongées dans la glycérine pure (fig. 1236), et l'asparagine plus promptement encore dans l'alcool. Les plantules de dix à quinze jours renferment la proportion énorme de près d'un tiers de leur poids sec d'asparagine.

Plus tard, cette masse de principes assimilables diminue, parce que, l'action chlorophyllienne donnant lieu à des hydrates de carbone, les amides s'unissent à ces derniers pour reconstituer des albuminoïdes et finalement être incorporés aux éléments vivants.

C'est déjà dès après la disparition des grains d'aleurone, c'est-à-dire le deuxième ou le troisième jour de la germination, qu'apparaissent, dans les leucites préformés des cotylédons, les grains d'amidon transitoire (fig. 1232, *b*), qui sont ensuite résorbés au cours du verdissement de ces

corpuscules (p. 975) ; le protoplasme et le noyau des cellules cotylédonaires reparaissent alors avec toute leur netteté (fig. 1233).

La formation des grains composés d'amidon transitoire, ainsi que leur résorption plus ou moins complète au cours du verdissement des leucites, sont plus nettes encore dans l'hypocotyle (fig. 1249) et plus généralement dans tout l'axe de la plantule.

Seule, la racine, faiblement teintée de vert au début, ainsi que toute la portion souterraine de la tige, ne tardent pas à se décolorer, en résorbant entièrement leur amidon transitoire.

Dans le *Lupin jaune*, l'aleurone est digéré essentiellement à l'état d'*asparagine* et de *tyrosine* : ce dernier principe est même fort abondant dans les plantules de cette espèce (p. 99).

Quant à la cellulose de réserve, que renferment toutes les espèces de Lupins (fig. 1234, I, *b*), elle disparait lentement, sous l'action de la cellu-

Fig. 1236.

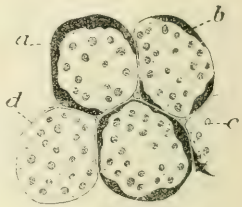


Fig. 1237.

Fig. 1236. — Parenchyme médullaire d'un hypocotyle (4 cm.) de Lupin blanc, après séjour dans la glycérine pure. — *a*, prismes et tablettes d'asparagine ; *b*, sphérocristaux lamelleux et lamelles isolées de leucine (gr. : 500).

Fig. 1237. — Parenchyme cotylédonaire de la graine du Goodier (*Goodia latifolia*, Légum.). — *a*, amyloïde apposé contre la membrane cellulosique ; *b*, amyloïde en voie de résorption pendant la germination ; *c*, corps chlorophylliens ; *d*, membrane cellulosique sans amyloïde (gr. : 700) (Nadelmann).

lase ou cytase, probablement sous forme de glucose. L'attaque étant plus rapide en certains points du revêtement pariétal, il en résulte un aspect corrodé (fig. 1234, II, *b*) de la couche en voie de digestion. Au bout d'environ quinze jours de germination, il ne reste plus que la membrane cellulosique primaire (*a*).

L'amyloïde, que certaines graines (Tamarinier,...), offrent à la place de la cellulose de réserve (fig. 1210), est digéré de la même manière pendant la germination (fig. 1237).

2° **Haricot ; Pois.** — Ici, la réserve cotylédonaire est aleurique et amylacée. Ce sont d'abord les grains d'aleurone, très petits dans ces graines (fig. 1209, *b*), qui disparaissent par digestion ; ils subissent les mêmes transformations que dans le cas précédent.

L'amidon transitoire (fig. 1232, *b*) apparait déjà au stade précoce où

les grains d'amidon de réserve, très gros et simples (fig. 1209, *a*), n'ont encore subi aucune attaque.

La digestion de l'amidon de réserve par l'amylase, à la faveur de l'acidité du suc, se traduit nettement par des corrosions locales (fig. 1232, *a*), qui pénètrent profondément dans la substance du grain et bientôt le fragmentent ; les fragments (fig. 1244, *c*), encore bleuissables par l'iode, achèvent petit à petit de se dissoudre sous l'action diastasique. Parfois aussi le grain d'amidon se résorbe à peu près également par toute sa surface, sans se corroder. Les produits de la digestion de l'amidon sont la *dextrine* et le *maltose*, et finalement, par une action hydratante distincte de celle de l'amylase, le *glucose* (p. 113).

Lorsque les cotylédons sont flétris et prêts à tomber, ils renferment encore, notamment autour des faisceaux libéroligneux, de nombreux grains d'amidon inattaqués, et même des cellules remplies de cette réserve, sans doute faute de diastase aux points correspondants.

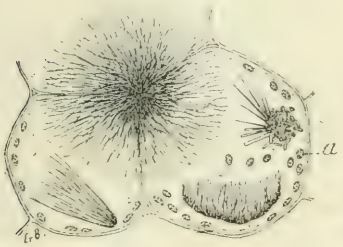


Fig. 1238.

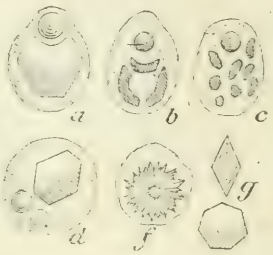


Fig. 1239.

Fig. 1238. — Parenchyme de la tige d'une jeune plantule de Chiche (*Cicer arietinum*), après séjour dans la glycérine pure, avec cristaux jaunâtres de xanthine, en aiguilles ou baguettes courtes ; en haut, une houppe de filaments flexueux, à l'angle de trois cellules : *a*, corps chlorophylliens (gr. : 600).

Fig. 1239. — *a*, grain d'aleurone de la graine du Lin, avec globoïde et cristalloïde ; *b*, *c*, le même pendant la germination, montrant la fragmentation du cristalloïde ; *d*, grain d'aleurone du Ricin ; *f*, de Phellandrie (avec cristal d'oxalate de calcium) ; *g*, cristalloïdes isolés (Ludtke).

Les amides sont ici peu abondantes, d'abord parce que les graines de Haricot, de Pois, de Lentille, etc., sont moins riches en albuminoïdes que le Lupin blanc, ensuite parce que le glucose, issu en définitive de la digestion de l'amidon, se combine à ces amides dans la plantule pour reconstituer des principes albuminoïdes, qui alimentent la croissance.

Le Chiche, autre Légumineuse, forme en abondance, outre une petite proportion d'asparagine, un alcaloïde assimilable tout spécial, la *xanthine* (fig. 1238) ($C^5H^4Az^4O^2$), corps voisin de l'acide urique ($C^5H^4Az^4O^3$) ; ce dernier corps, produit typique de décomposition des albuminoïdes dans l'organisme animal, manque entièrement aux plantes.

3° **Amandier.** — Dans la graine de l'Amandier, du Pêcher, etc., l'aleurone est associée à de l'huile, émulsionnée dans le protoplasme, ainsi qu'à un glucoside, l'amygdaline ; ce dernier principe manque toutefois aux amandes douces (p. 93).

Après la digestion de l'aleurone, l'huile est dédoublée par la saponase (p. 92 et 142) en *acides gras* et probablement en glycérine; mais ce dernier corps n'a pu encore être isolé, peut-être parce qu'il éprouve, au fur et à mesure qu'il est engendré, de nouvelles transformations (production d'amidon transitoire,...).

Au cours de la germination de la graine intacte, l'amygdaline n'est pas transformée en acide cyanhydrique, essence d'amandes amères et glucose, comme lorsqu'on broie la graine en présence de l'eau (p. 94) : l'émulsine, ferment distinct de la saponase, est en effet localisée dans des cellules spéciales des cotylédons, distinctes de celles à amygdaline, ce qui l'empêche d'agir sur le glucoside ; car les diastases en général sont fort peu osmosables.

2. — Graines avec albumen. — La digestion de l'albumen est, d'une manière générale, en partie l'œuvre de ses propres cellules et en partie celle des cotylédons de l'embryon.

Mais, si l'albumen (ainsi que l'endosperme des Gymnospermes) est capable de digérer ses propres réserves, dans la mesure où il est doué de vitalité, par contre, en aucun cas, il n'attaque lui-même ses membranes. La résorption de ces dernières est donc *toujours l'œuvre de l'embryon :* les cotylédons émettent à cet effet un principe probablement diastasique, la cellulase, qui transforme par hydratation la cellulose en glucose, comme le feraient à chaud les acides énergiques.

1° Grains à albumen ou à endosperme charnu. — Ce sont les *albumens charnus* (Ricin), ou les *endospermes* de même nature (Pin), qui offrent

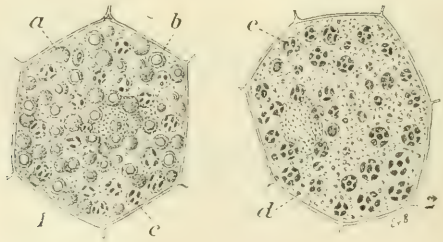


Fig. 1240 et 1241. — *1*, cellule d'endosperme du Pin pignon, au début de la germination de l'endosperme isolé ; *a*, grain d'aleurone encore intact ; *b*, autre grain, à substance fondamentale en voie de dissolution et montrant le cristalloïde ; *c*, leucites avec amidon transitoire de germination. — *2*, état plus avancé (même aspect dans l'albumen du Ricin) ; *d*, cristalloïdes fragmentés en voie de digestion ; *e*, grains composés d'amidon transitoire, devenus très apparents (gr. 700).

la plus grande activité digestive propre, et qui par suite viennent le plus en aide à l'embryon.

1° *Ricin.* — Si l'on vient à isoler, sous forme de deux plaques, l'*albumen du Ricin* (fig. 1185, *f*), ou encore l'endosperme du Pin (fig. 1217), et à les abandonner à une douce température sur de la ouate humide, l'un et l'autre s'accroissent, et celui du Ricin peut aller jusqu'à tripler de surface. L'albumen du Ricin reste incolore ; celui du Pin acquiert

parfois une teinte verdâtre, due à la chlorophylle, et il rappelle par là le prothalle des Cryptogames vasculaires, dont il est l'homologue : l'un et l'autre respirent activement. Ils sont donc vivants.

Or, pendant le développement libre de ces albumens, les grains d'aleurone et l'huile disparaissent, assurent l'extension (non la multiplication) des cellules et sont en partie comburés ; les cristalloïdes sont d'ordinaire corrodés et fragmentés (fig. 1239), puis seulement dissous.

En outre, des *grains composés d'amidon transitoire* naissent dans des leucites préexistants (fig. 1240, 2) : ces grains hydrocarbonés ne se constituent pas, lorsque l'albumen germe normalement, autour de l'embryon, parce qu'alors les produits de la digestion des réserves sont au fur et à mesure entraînés dans la plantule et assimilés aux foyers de croissance, tandis qu'ils s'accumulent dans l'albumen, au cours de la germination

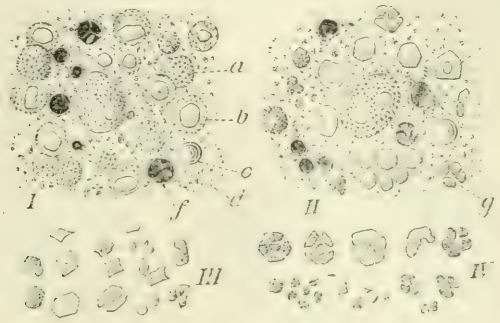


Fig. 1242. — Contenu cellulaire de l'endosperme du Pin pignon (*Pinus pinea*) pendant la germination. — I, début de la germination; *a*, grain d'aleurone encore intact; *b*, montrant le cristalloïde; *c*, gouttelette d'huile; *d*, protoplasme et granules issus de la fragmentation des cristalloïdes; *f*, grains d'amidon composés, nés pendant la germination dans des leucites (gr. : 1000). — II, stade plus avancé de la digestion; *g*, cristalloïde fragmenté. — III, IV, aspects divers des cristalloïdes pendant la digestion.

indépendante de ce parenchyme. Toutefois, dans une germination normale languissante, on peut être amené aussi à constater çà et là la formation de quelques granules amylacés dans l'albumen.

Ainsi donc, pendant la germination normale des graines à albumen charnu, c'est le protoplasme vivant de chaque cellule d'albumen qui digère lui-même ses propres réserves ; les cotylédons, qui s'élargissent notablement, mais qui restent toujours exactement enveloppés par le manchon d'albumen, lui-même accru, se bornent à émettre les sucs nécessaires à la digestion des membranes cellulosiques, du protoplasme et du noyau, laquelle s'opère assise par assise, à partir des cotylédons. Finalement, il ne subsiste de l'albumen qu'une mince pellicule : les cotylédons, alors épanouis, la soutiennent encore pendant quelque temps sur leur face externe, puis l'abandonnent, plus ou moins desséchée, et réduite à des membranes, à ce moment parfois bleuissables par l'iode.

Ce qui prouve bien que l'albumen joue un rôle actif pendant la germination normale, tout comme lorsqu'il germe isolément, c'est que la digestion des réserves s'y opère dès le début dans toutes ses cellules,

c'est-à-dire aussi bien dans les assises superficielles que dans celles qui avoisinent les cotylédons.

2° *Pin.* — Dans le *Pin pignon* (fig. 1217), il arrive que le manchon ovoïde d'albumen se détache de l'embryon, bien avant la fin de sa digestion, par suite d'un glissement sur le groupe des cotylédons alors en voie d'accroissement et qui exercent pression ; mais la chlorophylle du verticille cotylédonaire suffit dès ce moment à assurer la nutrition indépendante de la plantule. On constate ici, comme dans le Ricin, une fragmentation des cristalloïdes des grains d'aleurone (fig. 1242).

On a donc, dans ces albumens ou endospermes charnus, des exemples de véritables organismes vivants éphémères, annexés à l'organisme durable que représente l'embryon, et qui digèrent par eux-mêmes leurs réserves, consommées ensuite par ce dernier, mais qui ne succombent définitivement que sous l'attaque des sucs diastasiques embryonnaires, qui liquéfient tout à la fois leurs membranes et leur protoplasme.

2° **Graines à albumen farineux.** — La vitalité des albumens farineux (Graminées,...), est beaucoup plus faible que celle des albumens charnus

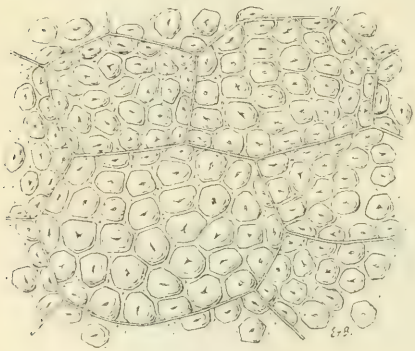


Fig. 1243.

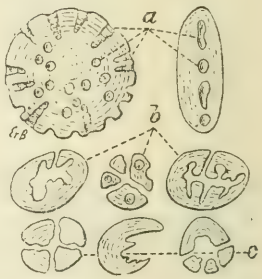


Fig. 1244.

Fig. 1243. — Albumen du Maïs (portion profonde) : les cellules polygonales renferment des grains d'amidon serrés, à hile occupé par une petite fissure, due à la dessiccation (gr. : 800).

Fig. 1244. — *a*, canalicules (face et profil) d'un grain d'amidon de Blé, en voie de digestion; *b*, digestion de grains du bulbe de Jacinthe (*Hyacinthus orientalis*); *c*, de grains d'amidon de la graine de Haricot (gr. : 500) (Krabbe).

et, par là même, leur aptitude à la germination indépendante se trouve plus limitée.

Maïs; Blé. — Si l'on isole, par exemple, l'*albumen du Maïs* (fig. 1230, I, *b*), en extirpant exactement l'embryon, et qu'on l'abandonne à lui-même dans un milieu stérilisé, pour éviter ou retarder la putréfaction, on constate une corrosion des grains d'amidon (fig. 1244, *a*), et l'analyse montre que la quantité de diastase sécrétée (*amylase*) augmente avec les progrès de la digestion.

C'est l'assise périphérique de l'albumen (*assise protéique* ou *assise digestive*), dépourvue d'amidon (fig. 1214, *a*), mais riche en albumi-

noïdes, qui en produit le plus, et, de fait, le bleuissement par la teinture de Gaïac (p. 88) y est plus marqué qu'ailleurs. Il suffit du reste d'isoler de petits lambeaux de cette assise et de les déposer sur de l'amidon humide, pour constater au microscope la corrosion et la dissolution progressive de ce dernier ; d'autre part, dans le Seigle, où cette assise manque le long du sillon du grain, on remarque aussi qu'à ce niveau la digestion de l'albumen est plus lente.

Mais l'assise protéique n'élabore pas la diastase pour l'albumen entier ; car, en enlevant au scalpel toute la couche périphérique du grain, la portion restante en produit encore, mais en faible proportion, faute de principes protéiques diastasigènes ; c'est qu'en effet les assises profondes d'albumen sont de plus en plus amylacées (fig. 1243).

En germant ainsi isolément, un albumen farineux n'est capable de digérer en définitive qu'une très minime portion de sa réserve amylacée. Cela ne tient pas simplement au manque de diastase, mais encore à la concentration croissante du suc, qui résulte de l'accumulation en lui des produits de la digestion (sucres), circonstance de nature à ralentir l'action des diastases en général.

Et en effet, la digestion est déjà plus active, lorsqu'on assure le départ des produits digérés, en déposant l'albumen, par la surface d'attache concave du cotylédon, sur une colonnette de gypse, dont la base plonge dans l'eau d'un cristallisoir ; il y a alors exosmose partielle des produits formés, ce qui met l'albumen dans des conditions plus rapprochées de ce qu'elles sont dans la graine intacte.

Si l'eau du cristallisoir est assez abondante ou souvent renouvelée, on constate qu'au bout de douze jours, les assises cellulaires qui correspondent à la zone de contact du gypse et de l'albumen ont entièrement perdu leur amidon. Si, au contraire, la colonnette de gypse est simplement posée sur du papier humide, c'est à peine si, au bout de quinze jours, quelques grains sont corrodés.

L'embryon de son côté, en germant isolément, engendre aussi de la diastase ; car, si l'on applique sur cet organe un mélange de gypse et d'amidon, sorte d'albumen artificiel, on constate des corrosions dans les grains amylacés. Dans les grains de Maïs qui ont séjourné pendant deux jours dans l'eau et qui commencent seulement à germer, le cotylédon, surtout son épiderme, est beaucoup plus riche en diastase (environ 8 fois) que l'albumen ; après une semaine de germination, il n'est plus que trois fois plus riche, ce qui semble indiquer que le cotylédon transmet à l'albumen une partie de la diastase qu'il élabore.

D'après ce qui précède, on voit que, pendant la germination du grain de Maïs ou de Blé, la digestion des réserves, en particulier la corrosion et la dissolution de l'amidon (fig. 1244, *a*), est *en partie l'œuvre de l'albumen lui-même et en partie celle du cotylédon* : mais c'est toujours en face et contre le cotylédon qu'elle s'effectue le plus activement, à cause du départ plus facile, de ce côté, des produits de la digestion. Comme à l'ordinaire, c'est le cotylédon seul qui digère les cellules mêmes de l'albumen (membranes, protoplasme, noyau).

Au cours de la résorption de l'albumen, le cotylédon des Céréales (Blé,...) ne s'accroît pas sensiblement, de telle sorte qu'il reste toujours à distance de l'albumen non encore attaqué, et qu'à la fin de la germination il se trouve libre dans la cavité du grain (fig. 1230, I, *c*) ; après quoi,

son rôle étant achevé, il se décompose, sans avoir produit de chlorophylle, même à la lumière. Le cotylédon n'est donc, chez les Graminées, qu'un simple intermédiaire entre la réserve nutritive et la jeune plantule, chargée de l'assimiler; jamais il ne se constitue à l'état de feuille assimilatrice, comme par exemple dans le Ricin.

C'est là un *pur organe de germination*, digesteur et aborbant.

3° Graines à albumen corné ou mucilagineux. — Dans ce genre de graines, les cavités cellulaires de l'albumen sont plus ou moins remplies par les couches de cellulose (Dattier,...) ou de mucilage (Mélilot, fig. 1245, *bc*), apposées contre les membranes (*d*); le contenu des cellules, ordinairement peu abondant, est imprégné d'huile.

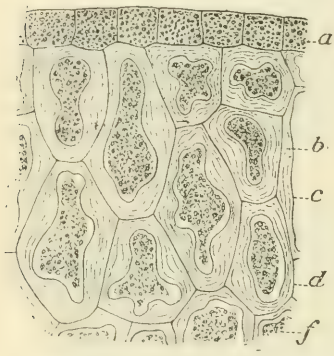


Fig. 1245. — Albumen corné de Tétragonolobe (*Tétragonolobus purpureus*). — *a*, assise protéique, avec granules aleuriques très fins et gouttelettes d'huile ; *b*, mucilage ; *c*, membrane limitante interne du mucilage ; *d*, membrane cellulosique primaire ; *f*, contenu imprégné d'huile (Nadelmann).

De semblables albumens sont *dépourvus de vitalité*, et c'est nécessairement l'embryon qui les digère. La puissance d'action des sucs diastasiques, émis par ce dernier, est ici des plus remarquables, si l'on songe à la grande dureté de diverses graines cornées, notamment celles du Phytéléphas, dite *ivoire végétal*, et aussi à ce fait que la dissolution de semblables albumens par l'acide sulfurique étendu exige une longue ébullition.

Germination indépendante. — Les divers membres de l'embryon, considérés isolément à l'état de boutures, sont doués de végétation indépendante, comme les albumens vivants, et la durée de leur germination indépendante est proportionnée à la masse et à la nature des réserves qu'ils renferment.

Par exemple, un cotylédon de Haricot, de Pois, mieux encore de Lupin, digère ses réserves, s'accroît et forme des amides, de l'amidon transitoire, enfin verdit à la lumière, aussi bien lorsqu'il germe isolément que lorsqu'il fait corps avec le reste de l'embryon ; il en est de même, mais à un moindre degré, pour l'axe de la plantule.

On sait, d'autre part, qu'au cours de la germination libre des cotylédons, des bourgeons peuvent prendre naissance à la surface et s'organiser en plantes complètes par le développement de racines latérales. On a également constaté l'enracinement d'un endosperme de Cycas.

Par contre, un cotylédon presque exclusivement amylacé de Marronnier, de Châtaignier, etc., n'est doué que d'une très faible aptitude à la vie indépendante, pour les raisons précédemment indiquées à propos de l'albumen du Maïs, notamment faute d'une proportion suffisante de réserves protéiques, qui seules peuvent donner lieu aux diastases nécessaires.

Germination à l'obscurité. — A l'obscurité, l'embryon, pourvu seulement de radiations calorifiques, ne verdit qu'exceptionnellement (Pin, diverses autres Conifères, Pistacier).

La xanthophylle est, en règle générale, seule élaborée par les leucites : c'est elle qui donne aux plantules étiolées leur teinte jaune, surtout nette dans les portions jeunes (feuilles) ; mais la base de la tige ne tarde pas à perdre son pigment et à devenir entièrement blanche (Légumineuses,...).

Faute de lumière, les plantules étiolées s'allongent très vite (p. 439), et leur taille atteint souvent le double de celle des plantules de même âge, développées à la lumière (Blé, Lupin, Vesce, fig. 1246).

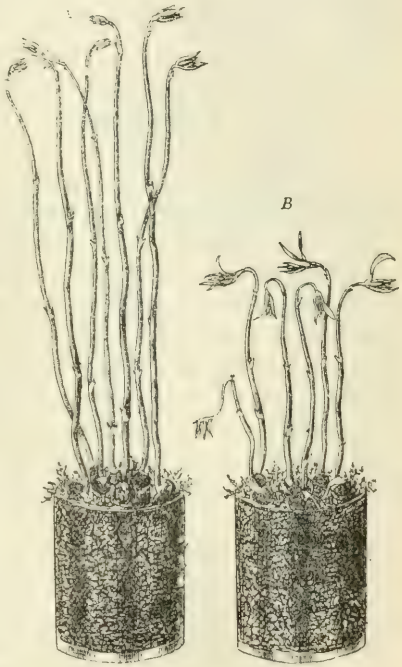


Fig. 1246 et 1247. — Germinations de Vesce (*Vicia sativa*), de même âge. — *A*, à l'obscurité. — *B*, à la lumière.

Enfin, l'assimilation du carbone carbonique n'ayant pas lieu à l'obscurité, la germination ne s'y poursuit que jusqu'à épuisement des réserves ; après quoi, la plantule, perdant sa turgescence, se flétrit et s'affaisse, ce qui arrive, pour le Lupin blanc, au bout de trois ou quatre semaines de germination active. Dans cette plante, l'hypocotyle incolore mesure alors environ 12 centimètres de hauteur ; mais les feuilles de la gemmule ne se sont guère épanouies au-dessus des cotylédons.

Fin de la germination. — Dans la plupart des cas, il est difficile de préciser la fin de la période de germination.

On ne peut, par exemple, limiter le phénomène à l'épuisement des réserves, puisque très souvent ces dernières restent en partie inutilisées dans la graine (Chêne), et pas davantage au verdissement, puisqu'il s'opère progressivement à partir du moment où la tigelle et la gemmule sont exposées à la lumière. Le verdissement est d'ailleurs achevé à une phase où la masse des réserves, encore présentes dans les cotylédons ou dans l'albumen, est telle que la graine se trouve manifestement encore en voie de germination.

C'est en réalité graduellement que s'opère le passage de la plante de l'état d'embryon, pendant lequel ce sont purement les réserves de la plante mère qui alimentent son développement, à l'état de plante constituée, pourvue des trois membres primaires, et par suite capable de vivre par elle-même.

Toutefois, comme la condition fondamentale de l'indépendance de la jeune plantule est la présence de corps chlorophylliens actifs, on peut pratiquement limiter la fin de la germination à l'épanouissement des premières feuilles vertes, plus exactement d'un nombre de feuilles tel, qu'elles soient capables tout au moins de réassimiler l'anhydride carbonique de respiration de la plantule, d'autant plus qu'à la phase correspondante, les cotylédons, ou l'albumen encore existant, peuvent sans inconvénient en être éloignés.

Marche du développement des plantes annuelles. — Suivons maintenant pas à pas une plante annuelle, telle qu'un Lupin (fig. 1248), à partir de la germination de la graine jusqu'à la formation du fruit, et voyons par quelles vicissitudes passent ses divers membres, sous le rapport de la masse de matière sèche qui les compose.

1° Pendant une première période, proprement germinative, pendant laquelle la racine, puis l'hypocotyle se montrent, et où les cotylédons épigés sont encore recouverts du tégument, en quoi leur verdissement est retardé (fig. 1248, *B*), la plantule perd régulièrement de son poids sec par le fait de sa respiration, perte non encore compensée, à cette phase précoce, par l'assimilation chlorophyllienne.

Pendant cette période, la racine n'absorbe que peu de principes minéraux; car leur assimilation est solidaire de celle de l'anhydride carbonique dans les organes verts, et ces

derniers manquent encore. La plantule se nourrit donc à peu près exclusivement de ses réserves organiques, qui sont, les unes albuminoïdes (aleurone), les autres hydrocarbonées (galactane).

La diminution de poids sec de la plantule n'intéresse que les cotylédons et l'hypocotyle; la racine, elle, gagne au contraire régulièrement en principes carbonés et minéraux jusqu'à la fructification, sauf au moment de la chute des cotylédons, puis de l'épanouissement des fleurs, où une dépression sensible survient.

2° Le tégument séminal une fois tombé, les cotylédons verdissent rapidement et s'ouvrent (fig. 1248, *D*), mettant à nu la gemmule.

Dans cette seconde phase, la perte de poids sec va en diminuant, par suite de l'intervention de l'action chlorophyllienne, et bientôt le gain de carbone carbonique assimilé surpasse la perte respiratoire de carbone organique.

3° Les cotylédons, qui n'ont pas cessé de perdre de leur poids sec, non pas seulement par l'effet des combustions dont ils sont le siège, mais surtout par la migration de leurs réserves vers l'axe de la plantule, tombent au bout d'environ un mois.

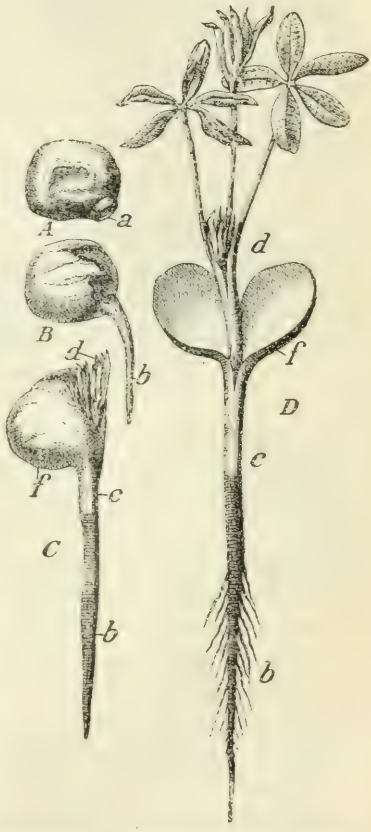


Fig. 1248. — Germination du Lupin blanc. — *A*, graine (grand. nat.); *a*, hile. — *B*, *b*, racine. — *C*, *c*, hypocotyle; *f*, cotylédons en voie d'écartement; *d*, premières feuilles de l'épicotyle. — *D*, plantule, après vingt jours (un peu réduite); *d*, épicotyle avec les premières feuilles épanouies.

La masse sèche totale de la plantule continue ensuite à augmenter; mais l'hypocotyle (*c*), qui remplace en quelque manière temporairement les cotylédons, est à ce moment le siège d'un départ notable de principes nutritifs, qui montent

vers l'épicotyle, maintenant en voie active d'allongement, et la diminution de poids sec de l'hypocotyle peut être telle que cet organe n'offre plus que la moitié de son poids primitif.

Cet appauvrissement de l'hypocotyle, qui se produit d'ailleurs déjà avant la chute des cotylédons, est nettement marqué par l'impossibilité où l'on est d'obtenir alors, dans le Lupin blanc, la cristallisation intracellulaire de l'asparagine et de la leucine, si facile à réaliser, lorsque l'hypocotyle n'a encore que quelques centimètres (p. 97 et fig. 1236).

Toutefois, cette diminution de poids ne tarde pas à être compensée par l'assimilation de plus en plus active qui s'opère dans les premières feuilles végétatives, lesquelles subviennent désormais au développement de la tige, ainsi que de la racine; après quoi, le poids sec de l'hypocotyle reste sensiblement stationnaire jusqu'à la floraison.

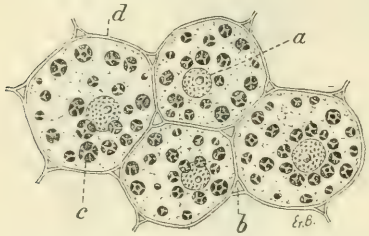


Fig. 1249. — Parenchyme médullaire incolore de la base de la tige d'une plantule de Ricin. — *a*, noyau ; *b*, méat ; *c*, leucites avec granules d'amidon ; *d*, membrane cellulosique (gr. : 350).

L'épicotyle, lui, ne cesse d'accroître sa masse sèche, notamment en carbone, jusqu'à la maturation des fruits ; le gain est maximum au moment de la chute des cotylédons et au début de la maturation des fruits, minimum au début de la floraison.

4° Lors de l'apparition des fleurs, la respiration reprenant une très grande activité, le gain quotidien de matière sèche de la plante diminue ou même s'annule ; parfois même, il y a perte de carbone, les combustions dépassant en intensité l'action assimilatrice.

A cette phase, l'absorption des sels minéraux terrestres, précédemment très active, se ralentit, et la racine en particulier éprouve une perte continue de poids sec.

5° Enfin, au début de la fructification, le gain redevient très sensible dans les trois membres végétatifs de la plante, et l'absorption terrestre reprend toute son activité, pour assurer l'élaboration des réserves des graines naissantes.

Remarques. — 1° Les variations de poids sec dont il vient d'être question, ainsi que les proportions relatives d'eau

de la plante, sont fortement influencées par la composition du milieu ambiant. Si, par exemple, les sels minéraux viennent manquer dans le sol, la proportion d'eau par rapport au poids sec diminue sensiblement, parce que, d'une part, les sels qu'absorbe normalement la racine modèrent la transpiration (p. 556), et d'autre part que, par leur pouvoir osmotique, ils provoquent une absorption d'eau plus active.

D'autre part, faute d'une quantité d'eau suffisante dans la terre, l'absorption des principes nourriciers et par suite l'accroissement de la masse sèche du corps sont fortement entravés (p. 349).

2° Lorsque la germination de la graine a lieu à l'obscurité, la perte de poids sec de la plantule est continue, faute d'assimilation chlorophyllienne, et la racine, dans ces conditions, n'absorbe qu'une faible proportion de sels, leur assimilation étant solidaire de celle de l'anhydride carbonique et ne pouvant plus par suite s'effectuer, faute de chlorophylle et de lumière; dans ce cas, la saturation de la plante en principes salins, c'est-à-dire l'équilibre osmotique, peut se réaliser (p. 515).

La plantule étiolée est généralement encore riche en certains principes nutritifs, au moment de son flétrissement. Elle renferme d'ordinaire une proportion d'eau notablement plus élevée que lorsqu'elle végète à la lumière, et cet excès d'eau peut même provoquer une hypertrophie très apparente des parenchymes, surtout en atmosphère humide (p. 522).

CHAPITRE II

FRUIT PROPREMENT DIT

Définition. — Le fruit proprement dit ou *péricarpe*, qui renferme les graines chez les Angiospermes, qui les porte simplement chez les Gymnospermes, provient de la maturation des carpelles, après la formation des œufs.

Fruits simples ; multiples ; composés. — Le fruit est dit *simple*, lorsqu'il est d'une seule pièce, et alors il provient

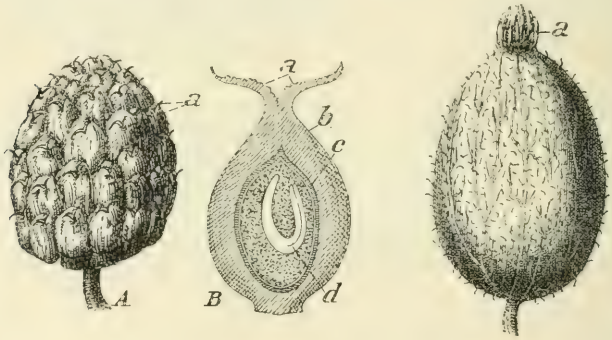


Fig. 1250. Fig. 1251.

Fig. 1250. — *A*, baie composée du Mûrier (*Morus alba*) ; *a*, les deux stigmates de la baie élémentaire, issue d'une fleur (grand. nat.). — *B*, coupe d'une baie ; *a*, stigmates ; *b*, péricarpe ; *c*, tégument séminal ; *d*, embryon dicotylédoné arqué, noyé dans l'albumen.

Fig. 1251. — Baie de Groseillier, provenant d'un ovaire infère. — *a*, pointes libres des sépales.

soit d'un pistil unicarpellé (*fruit apocarpé :* Haricot, Prunier), soit d'un pistil gamocarpelle (*fruit syncarpé :* Oranger) ; il est dit *multiple* ou *agrégé*, lorsque, le pistil étant dialycarpelle, le fruit comprend autant de pièces distinctes que de carpelles (Renoncule, fig. 1258 ; Fraisier, fig. 1255).

Fruits simples et fruits multiples proviennent chacun d'une seule fleur.

Lorsque plusieurs fleurs sont assez voisines pour que leurs fruits ne forment tous ensemble qu'une masse unique (Mûrier, fig. 1250 ; Ananas, fig. 1303 ; Figuier, fig. 1302 ; Conifères), le fruit est dit *composé*.

I. — Morphologie externe du fruit. — Considérons successivement les fruits issus d'ovaires supères et ceux de provenance infère.

1° Fruits supères. — Dans ce genre de fruits, c'est l'ovaire seul qui d'ordinaire forme le fruit : le stigmate et le style,

Fig. 1252.

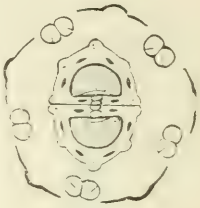


Fig. 1253.

Fig. 1254.

Fig. 1252. — Fruit multiple d'Anémone (*Anemone montana*), formé de nombreux akènes, à long style barbelé (grand. nat.).

Fig. 1253. — Diagramme de la fleur de Fenouil (*Fœniculum officinale*). — Formule florale : 5P + 5E + 2C. On voit, dans le pistil bicarpellé et biséminé, la trace des canaux sécréteurs à huile essentielle du péricarpe.

Fig. 1254. — Diakène mûr de Fenouil ; les deux carpelles mûrs se séparent, mais restent soutenus par une bandelette, issue de la cloison.

dont le rôle était respectivement d'assurer la formation et la marche du tube pollinique, se flétrissent dès après la fécondation et tombent tôt ou tard, en laissant une cicatrice au sommet de l'ovaire (Oranger, Cerisier, Haricot).

Parfois cependant, le style subsiste, en s'accroissant plus

ou moins. Ainsi, dans l'Anémone (fig. 1252) et la Clématite, il forme un long prolongement plumeux; dans la Moutarde blanche, etc., (fig. 1276), il est aplati et plus long que l'ovaire. Dans la Giroflée, le Pavot, il reste au contraire court (fig. 1273, *c*); de même, le gland du Chêne porte à son sommet les trois courtes branches stigmatiques du pistil.

Différences avec le pistil. — *a*) Lorsque le pistil est gamocarpelle et la placentation axile, le *nombre des loges du fruit*, et par suite celui des graines, est assez souvent *inférieur à celui des loges et des ovules de l'ovaire.*

Certaines loges peuvent, par exemple, être *écrasées pendant la maturation*, ainsi que leurs ovules, à cause du développement prépondérant des ovules des autres loges. Ainsi, le fruit mûr du Cocotier est uniloculaire et monosperme (fig. 1193), tandis que l'ovaire du pistil, qui est tricarpellé, montre distinctement trois loges (fig. 1114), pourvues chacune d'un ovule, inséré à la base du placenta axile; de même, le pistil du Chêne offre trois loges biovulées, tandis que le gland mûr est uniloculaire et monosperme.

b) Il peut y avoir aussi *résorption des cloisons* du pistil pendant la maturation et par suite transformation d'un ovaire primitivement pluriloculaire en un fruit uniloculaire (fig. 986). C'est le cas pour les Caryophyllées (Œillet, Silène, Lychnis, p. 816), dont les placentas axiles simulent dans le fruit mûr un placenta central libre.

c) Inversement, des *cloisons nouvelles peuvent se produire* dans un ovaire à placentation pariétale, primitivement uniloculaire, et donner lieu à un fruit cloisonné.

Dans la Casse (*Cassia Fistula*), par exemple, et dans diverses autres Légumineuses, le fruit unicarpellé est divisé par des cloisons transversales en logettes monospermes, dont le nombre peut s'élever à une centaine dans la Casse; dans ce dernier genre, chaque logette lignifiée de la longue gousse renferme une pulpe parenchymateuse foncée, de goût sucré, dans laquelle se trouve noyée la graine.

2° Fruits infères. — Lorsque le fruit provient d'un ovaire infère (Composées, fig. 1260, Ombellifères, fig. 1254), sa couche périphérique correspond aux bases desséchées ou charnues des trois verticilles floraux extérieurs, mais plus spécialement du calice (p. 823) : ces bases sont, comme l'on

sait, concrescentes avec l'ovaire, et c'est la portion centrale seule qui représente le fruit proprement dit. Toutefois, il est difficile de préciser la limite séparatrice des deux régions.

Ces fruits infères se reconnaissent d'ordinaire aux pointes libres persistantes des sépales, placées au sommet du fruit, comme on peut l'observer dans la pomme, la poire et la groseille (fig. 1251), où ces pointes sépalaires sont rapprochées en touffe, et dans la nèfle, où elles sont au contraire éloignées des cinq styles.

Chez diverses Composées, la portion libre du calice se développe en une aigrette de dissémination (Bluet, Salsifis, fig. 1259), tandis que la portion basilaire se dessèche purement et simplement, comme le péricarpe avec lequel elle fait corps.

Principaux groupes de fruits. — La conformation du péricarpe permet de distinguer, chez les Angiospermes, quatre

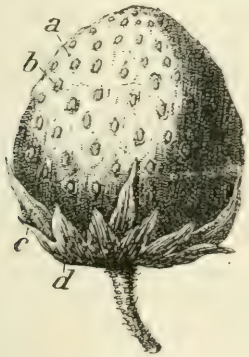


Fig. 1255.

Fig. 1256.

Fig. 1255. — Fraise (akène multiple). — *a*, réceptacle charnu; *b*, akènes, insérés en spirale; *c*, calice; *d*, involucre à 10 bractées.

Fig. 1256. — Akène de Charme (*Carpinus Betulus*). — *a*, involucre trifoliolé, unilatéral (grand. nat.).

catégories de fruits, qu'ils soient d'ailleurs simples, multiples ou composés. Ce sont :

1° Les *akènes*, fruits secs indéhiscents (Noisetier) ; dans ce groupe de fruits, la radicule de l'embryon traverse nécessairement le péricarpe pour arriver au dehors :

2° Les *capsules*, fruits secs déhiscents (Pavot, Jacinthe) ;

3° Les *baies*, fruits charnus, à péricarpe gorgé de sucs acides et sucrés, et ordinairement indéhiscent (Groseillier) ;

4° Enfin les *drupes* ou fruits à noyau, à péricarpe charnu extérieurement, ligneux intérieurement, et d'ordinaire indéhiscents (Pêcher).

1° **Akènes.** — Ces fruits, extrêmement répandus, ne renferment qu'une seule graine par loge.

Le plus ordinairement, les akènes sont *uniloculaires* et par suite *monospermes*, comme dans les Composées (Laitue, Pissenlit, fig. 1261), les Cupulifères (Chêne, Noisetier,

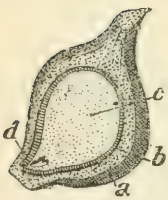


Fig. 1257.

Fig. 1258.

Fig. 1259.

Fig. 1260.

Fig. 1257. — Akène de Renoncule. — *a*, péricarpe ; *b*, tégument ; *c*, albumen, *d*, embryon.

Fig. 1258. — Akène multiple d'une Renoncule (gr. : 4).

Fig. 1259. — Akène de Salsifis, à aigrette plumeuse (grand. nat.).

Fig. 1260. — Akène de Pissenlit, à aigrette pédicellée (gr. : 2).

Charme, fig. 1256), les Graminées, etc. : ce sont alors les *akènes proprement dits*.

Chez les Ombellifères (Anis, Cerfeuil), l'akène bicarpellé (fig. 1254) conserve ses deux loges, parfois séparées à la maturité : c'est un *diakène*. Chez les Labiées (Lamier, Sauge), les deux loges ovariennes biovulées se subdivisent chacune en deux autres par une fausse cloison, ce qui donne un fruit à quatre nucules monospermes (fig. 932, *g*), entièrement distincts à la maturité, en un mot un *tétrakène*. Le tétrakène se retrouve chez les Borraginées (fig. 210).

Le fruit du Radis (Crucifère), qui se rompt transversalement à la maturité en autant d'articles clos que de graines, est un exemple de *polyakène*.

Caryopse; samare. — On nomme *caryopse* un akène dont la graine est entièrement soudée au péricarpe, au lieu d'y rester libre comme dans le cas ordinaire.

Le caryopse caractérise les Graminées (fig. 1306); la graine de ces plantes résorbe, en mûrissant, le tégument ovulaire externe.

Quand l'épiderme du carpelle se dilate en aile, l'akène est qualifié de *samare*.

La samare proprement dite monosperme, dite *samare simple*, est arrondie dans l'Orme (fig. 1263, *c*), et dans le Bouleau; allongée dans le Frêne (*b*), l'Ailante et le Tulipier. Celle de l'Erable (*a*) est biséminée (*disamare*).

Akènes simples; multiples; composés. — Comme akènes *simples*, on peut citer ceux des Cupulifères (Chêne, Charme, fig. 1256), des Ombellifères, etc.; comme akènes *multiples*, ceux de la Renoncule (fig. 1258), du Fraisier (fig. 1255), où une seule et même fleur donne jusqu'à cent petits akènes simples, et plus; enfin, comme akènes *composés*, ceux des Composées (fig. 1261), où les akènes élémentaires sont groupés en capitule, comme les fleurs dont ils procèdent (Chardon, Soleil).

Fig. 1261. Fig. 1262.

Fig. 1261. — Fruit composé (polyakène) de Pissenlit (*Taraxacum Dens-Leonis*).

Fig. 1262. — Un des akènes isolés, avec son aigrette.

2° Capsules. — La *déhiscence* des fruits capsulaires s'opère de plusieurs manières.

Le plus souvent, elle est *longitudinale*, et alors fréquemment *valvaire*, le fruit s'ouvrant par autant de valves qu'il y a de carpelles (Violette, fig. 1291).

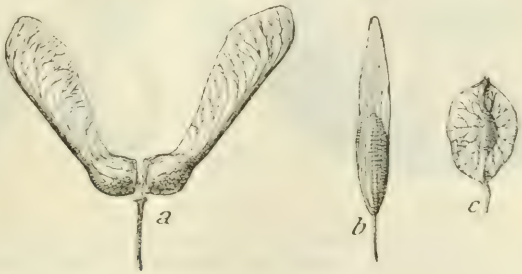


Fig. 1263 à 1265. — Samares. — *a*, d'Érable; *b*, de Frêne; *c*, d'Orme (grand. nat.).

Les fentes de déhiscence peuvent alors se produire sur tout le pourtour (Iris) ou sur une partie seulement (Primevère,

Lychnis) de la capsule (fig. 1266 et 1270). Cependant, le fruit

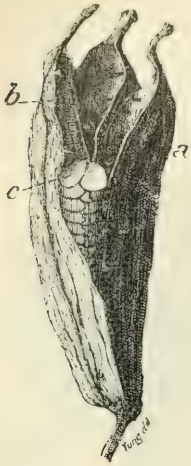


Fig. 1266.

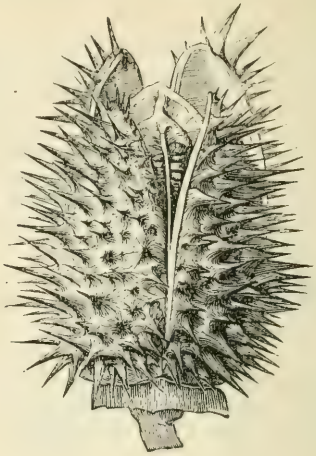


Fig. 1267.

Fig. 1266. — Capsule infère d'Iris, après la déhiscence. — *a*, carpelles à fente médiane, largement ouverte ; *b*, placentas axiles, dissociés par la dessiccation; *c*, graines aplaties, bisériées (grand. nat.).

Fig. 1267. — Capsule bicarpellée de Datura (*Datura Stramonium*), après la déhiscence septifrage en quatre valves (voy. fig. 1278) (grand. nat.). — Ce fruit renferme une cloison diamétrale vraie, avec deux placentas axiles ; mais chaque vraie loge est subdivisée en deux fausses loges par une cloison émanée de la région médiane du placenta. Or, c'est de chaque côté du bord externe des quatre cloisons que les fentes de déhiscence se constituent.

tricarpellé du Vanillier ne s'ouvre que par deux fentes, en deux valves inégales.

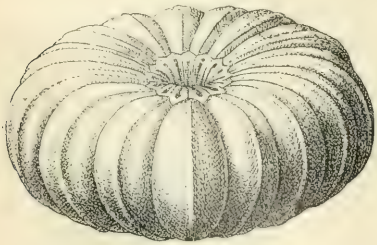


Fig. 1268.

Fig. 1269.

Fig. 1270.

Fig. 1271.

Fig. 1268. — Capsule ruptile du Hure crépitant ou Sablier élastique (*Hura crepitans* : Euphorbiacée) ; on voit la couronne de fentes rayonnantes du sommet du fruit (grand. nat.).

Fig. 1269. — Follicule d'Ancolie en déhiscence (grand. nat.).

Fig. 1270. — Capsule ouverte de Primevère, à dix fentes (grossie).

Fig. 1271. — Pyxide ouverte du Mouron des champs (*Anagallis arvensis*). — *a*, calice persistant.

Parfois, la déhiscence est *transversale* ou *pyxidaire* (fig. 1290), auquel cas une fente circulaire unique permet le soulèvement d'un couvercle au sommet de la capsule, dite *pyxide* [Jusquiame ; Mouron rouge (Primulacée, fig. 1271)].

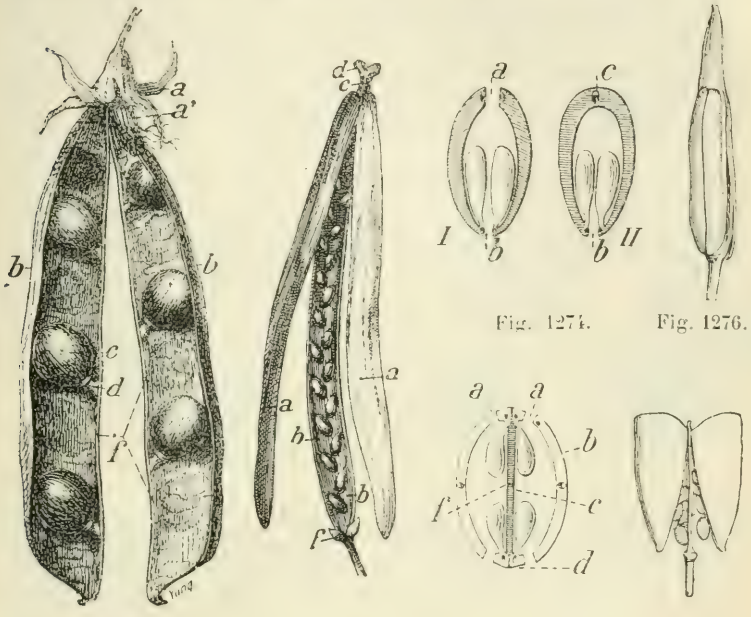


Fig. 1274. Fig. 1276.

Fig. 1272. Fig. 1273. Fig. 1275. Fig. 1277.

Fig. 1272. — Gousse du Pois, après la déhiscence. — *a*, calice ; *a'*, bases concrescentes des filets d'étamines ; *b*, valves ; *c*, graines ; *d*, funicule ; *f*, bords placentaires.

Fig. 1273. — Silique ouverte de Giroflée. — *a*, valves ; *b*, *b*, placentas latéraux et cloison ; *c*, style ; *d*, stigmates ; *f*, calice.

Fig. 1274. — I, coupe transversale de la gousse après la déhiscence ; *a*, fente médiane ; *b*, fente placentaire. — II, follicule : *c*, nervure médiane.

Fig. 1275. — Capsule à déhiscence septifrage (silique de Giroflée). — *a*, les quatre fentes de déhiscence ; *b*, valves ; *c*, cloison ; *f*, bords soudés, non ovulifères, des carpelles ; *d*, placentas latéraux.

Fig. 1276. — Silique de Roquette cultivée (*Eruca sativa :* Crucifère) en déhiscence ; en haut, le style.

Fig. 1277. — Silique de Capselle (*Capsella Bursa pastoris :* Crucifère), après la déhiscence (gr. : 4).

Enfin la déhiscence est dite *poricide*, lorsque les graines s'échappent du fruit par des orifices étroits, placés d'ordinaire au sommet, comme dans le Pavot, le Muflier.

Capsules ruptiles. — La capsule est dite *ruptile* ou *élastique*, lorsque, contrairement au cas ordinaire, elle s'ouvre brusquement à la maturité,

en lançant les graines au loin. Celle du Hure crépitant (*Hura crepitans*, fig. 1268), vulgairement nommée Sablier élastique (Euphorbiacée), la plus remarquable sous ce rapport, produit en s'ouvrant une véritable détonation et projette avec force les graines, ainsi que des fragments de péricarpe lignifié.

La soudaineté de cet éclatement tient à ce que le péricarpe résiste pendant longtemps aux forces croissantes de déhiscence (p. 1015) et se rompt ensuite tout à coup, au lieu de leur céder petit à petit, comme dans le cas ordinaire.

Quelques Rutacées (Fraxinelle, Diosme), la Balsamine (fig. 1284), etc., offrent aussi des capsules à déhiscence élastique.

Modes de déhiscence longitudinale. — La position des fentes de déhiscence conduit à distinguer quatre cas. En particulier, dans les fruits gamocarpelles à placentation axile, ces modes

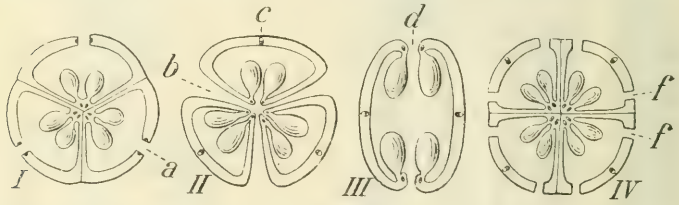


Fig. 1278 à 1281. — Déhiscence des capsules. — I, déhiscence loculicide; *a*, fente de déhiscence. — II, déhiscence septicide; *b*, fentes séparatrices des carpelles; *c*, faisceau médian. — III, *d*, fentes le long des placentas pariétaux (Gentiane). — IV, déhiscence septifrage; *f*, fentes de chaque côté des cloisons (Balsamine).

ont reçu, ainsi que ces fruits eux-mêmes, des dénominations spéciales.

1° Très souvent, les *fentes* se produisent *le long de la nervure médiane de chaque carpelle.*

Quand la placentation est pariétale (Violette), la capsule s'ouvre alors en autant de valves que de carpelles, chaque valve étant constituée dans ce cas par deux moitiés de carpelles voisins (fig. 1292).

Quand elle est axile, chaque loge s'ouvre par une fente médiane propre, et la déhiscence est alors dite *loculicide* (fig. 1278, I). Ce mode caractérise les Liliacées, plantes à fruits supères, et les Iridées à fruits infères (fig. 1266).

Le péricarpe épineux du Marronnier d'Inde s'ouvre de même par 3 ou 4 valves, suivant le mode loculicide.

2° Les fentes de déhiscence peuvent se produire *le long de la suture des bords carpellaires.*

Lorsque les carpelles sont libres (Pivoine, Magnolia), ils

s'ouvrent par simple séparation de leurs bords soudés, et le fruit se nomme alors *follicule* (fig. 1269, 1286 et 1274, II).

Quand les placentas sont pariétaux, les bords unis se séparent pareillement, et la capsule s'ouvre en valves qui représentent chacune un carpelle (Gentianées, fig. 1278, III).

Enfin, dans le cas de la placentation axile, les bords carpellaires ne se séparent qu'après le dédoublement des cloisons, comme dans le Tabac (2 carpelles) et le Colchique (3 carpelles, fig. 1278, II) : la déhiscence est alors dite *septicide* (fig. 1287). Parfois, les carpelles, une fois séparés,

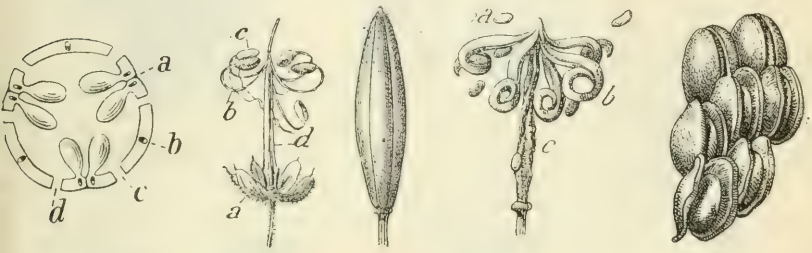


Fig. 1282. Fig. 1283. Fig. 1284. Fig. 1285. Fig. 1286.

Fig. 1282. — Déhiscence latéroplacentaire d'une capsule à placentation pariétale (Orchidées). — *a*, placenta; *b*, faisceau carpellaire médian; *c*, *d*, fentes de déhiscence, situées de part et d'autre des placentas.

Fig. 1283. — Capsule septicide de Géranium après la déhiscence. — *c*, les cinq carpelles ou coques avec leurs styles (*b*), recourbés; *d*, colonnette stylaire restante; *a*, calice.

Fig. 1284. — Capsule charnue de Balsamine (grand. nat.).

Fig. 1285. — La même, après la déhiscence. — *a*, graines projetées; *b*, valves; *c*, placenta axile.

Fig. 1286. — Groupe de follicules de Magnolia en déhiscence, montrant la graine unique incluse (voy le pistil, fig. 889).

restent clos : la capsule se résout alors simplement en akènes (Géranium, fig. 1283, *c*).

3° Chez les Légumineuses (fig. 1272), l'unique carpelle du fruit s'ouvre *à la fois le long de la nervure médiane et le long de la suture placentaire* (fig. 1274, I) ; le carpelle se divise de la sorte en deux valves, qui portent chacune une rangée de graines.

Ce fruit n'est autre que le *légume* ou *gousse* ; il diffère du follicule par une fente de déhiscence en plus.

4° Enfin, les fentes se constituent assez souvent *de chaque côté et à proximité des placentas*, ce qui fait deux fois plus de fentes que de carpelles (fig. 1278, IV). Cette déhiscence

caractérise les Crucifères, la Chélidoine, certaines Orchidées, plantes à placentation pariétale : de même, la Balsamine et le Datura Stramoine (Solanée, fig. 1267), à placentation axile.

Chez les Crucifères (fig. 1273 et 1275), il se produit quatre fentes de déhiscence, et le fruit mûr s'ouvre par écartement de deux valves, ordinairement de bas en haut : il reste en place, dans le prolongement du pédicelle, les deux placentas

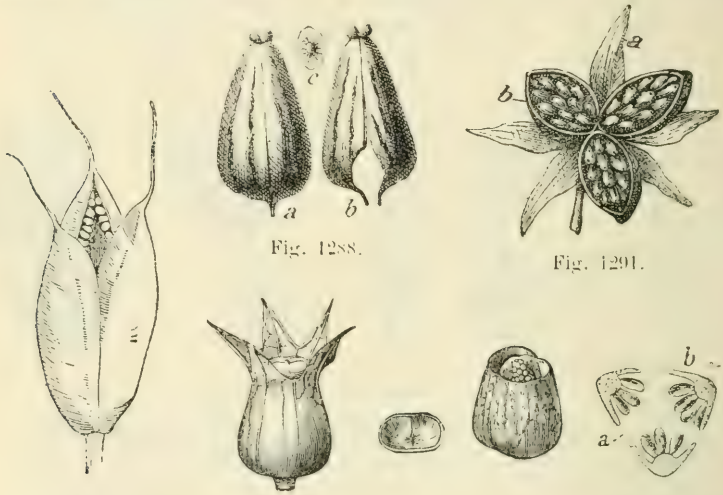


Fig. 1287. Fig. 1288. Fig. 1289. Fig. 1290. Fig. 1291. Fig. 1292.

Fig. 1287. — Capsule de Colchique d'automne, en déhiscence septicide (grand. nat.) ; (voy. aussi fig. 1278, II).

Fig. 1288. — Capsule bicarpellée du Quinquina. — *a*, mûre ; *b*, en voie de déhiscence septicide ; *c*, graine ailée (gr. : 2).

Fig. 1289. — Capsule mûre de Jusquiame (*Hyoscyamus niger* : Solanée), entourée par le calice.

Fig. 1290. — Même fruit (*pyxide*), après la déhiscence.

Fig. 1291. — Capsule de Violette, après la déhiscence loculicide. — *a*, calice ; *b*, les trois valves.

Fig. 1292. — Coupe transversale de la capsule. — *a*, fentes de déhiscence ; *b*, placentas pariétaux.

latéraux (p. 816), formant une sorte de cadre à la cloison qui les unit. Cette capsule porte le nom de *silique*, quand elle est allongée (Giroflée, Roquette, fig. 1276), et celui de *silicule*, quand sa longueur ne dépasse que peu ou pas sa largeur (Lunaire, Passerage, Thlaspi, Capselle, fig. 1277).

Dans la Balsamine (fig. 1285), la capsule, encore succulente à la maturité, s'ouvre par dix fentes, parfois huit seulement, rapprochées deux à deux des bords externes des cloisons ;

les cinq valves ainsi découpées s'enroulent aussitôt sur elles-mêmes avec élasticité, jusqu'au sommet de la colonne placentaire axile (*c*), en projetant les graines. On a là un exemple, d'ailleurs rare, de *capsule charnue et ruptile*.

Dans le cas où la paroi externe se sépare ainsi des cloisons (Datura, fig. 1267), et par extension aussi chez les Crucifères, où la placentation est, non pas axile, mais latérale, la déhiscence est dite *septifrage*.

En résumé, dans la grande masse des capsules, on distingue plus spécialement : le *follicule*, la *gousse*, la *silique* et la *pyxide*, toutes les autres constituant les *capsules proprement dites*.

Le fruit ruptile du Hure crépitant ou Sablier élastique est à la fois septicide et loculicide.

3° **Baies.** — Le péricarpe charnu des baies est indéhiscent, et les graines, noyées dans la pulpe, n'entrent d'ordinaire en germination qu'après la décomposition du fruit.

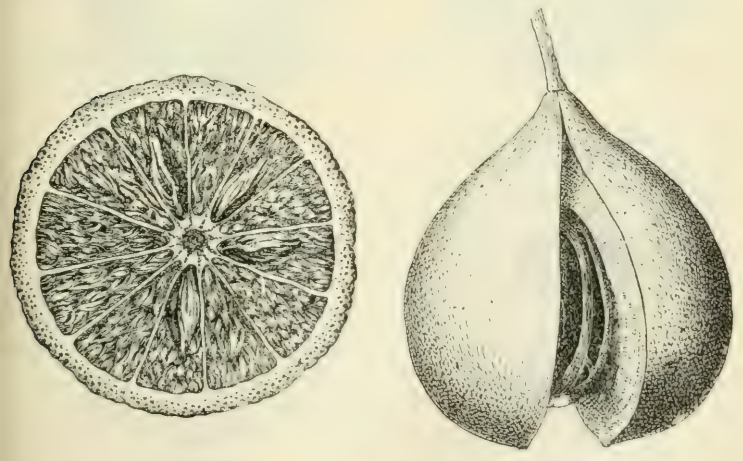


Fig. 1293. Fig. 1294.

Fig. 1293. — Coupe transversale d'un citron, montrant le placenta axile, les douze loges et les glandes à essence du péricarpe.

Fig. 1294. — Fruit (baie déhiscente) et graine unique (avec arillode rouge) du Muscadier (grand. nat.).

Par exception, la baie pyriforme du Muscadier s'ouvre longitudinalement en deux valves (fig. 1294).

Le raisin, l'orange (fig. 1293), le citron, la tomate, etc.,

sont des baies provenant d'ovaires supères. La groseille, au contraire (fig. 1251), est d'origine infère, comme l'atteste la touffe de folioles (pointes des sépales) qu'elle porte au sommet ; il en est de même de la Courge (fig. 999).

Parmi les *baies composées*, on remarque l'ananas (fig. 1303).

4° **Drupes.** — Dans les fruits à noyau, le péricarpe se diffé-

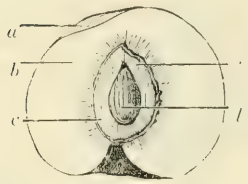


Fig. 1295.

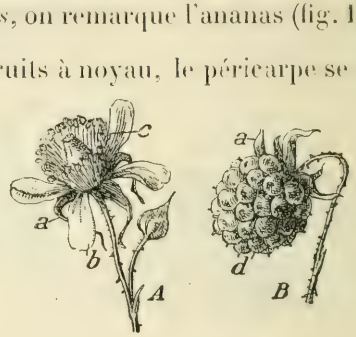


Fig. 1296 et 1297.

Fig. 1295. — Coupe d'une pêche. — *a-c*, péricarpe ; *a*, épiderme ; *b*, parenchyme charnu ; *c*, sclérenchyme (noyau) ; *d*, graine.

Fig. 1296 et 1297. — *A*, fleur de Ronce (*Rubus fruticosus*) ; *a*, calice ; *b*, corolle ; *c*, étamines ; au centre, groupe de carpelles. — *B*, *d*, fruit (drupe multiple).

rencie en trois couches (fig. 1295) : l'*épiderme extérieur*,

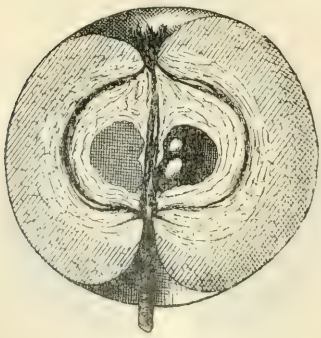


Fig. 1298.

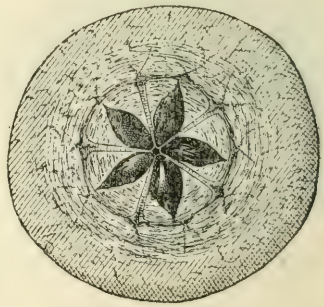


Fig. 1299.

Fig. 1298. — Coupe longitudinale de la pomme, montrant le fruit proprement dit, central, à cinq loges biséminées et cinq cloisons cartilagineuses, et la partie charnue externe de provenance infère; en haut, les pointes des sépales.

Fig. 1299. — Coupe transversale du même fruit.

nommé parfois *épicarpe*, velouté dans la pêche ; la couche charnue, masse de parenchyme à larges cellules, parcourue de nervures anastomosées, et dite aussi *mésocarpe ;* enfin la

couche interne ou *endocarpe*, transformée en noyau lignifié.

Chez les Rosacées du groupe des Prunées (Prunier, Amandier), les drupes sont apocarpées et d'origine supère : chez les Pomacées, au contraire, elles sont syncarpées et proviennent d'ovaires infères.

La pomme, par exemple, comprend cinq loges (fig. 1298), à paroi cornée, et non ligneuse, comme le noyau des drupes typiques, et toute la couche extérieure de ce fruit, à la vérité difficile à délimiter, résulte du développement des bases concrescentes du périanthe et de l'androcée.

La noix (fig. 1300) offre la particularité d'être déhiscente :

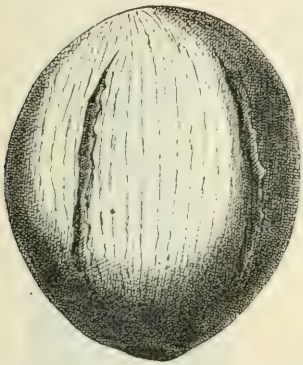


Fig. 1300.

Fig. 1301.

Fig. 1300. — Noix entière, drupe déhiscente.

Fig. 1301. — Même fruit, débarrassé de la partie charnue ou *brou* (épicarpe et mésocarpe) et de la sorte réduit au noyau.

par deux ou trois fentes irrégulières, le *brou* vert (épicarpe et mésocarpe), aromatique et riche en tanin, se divise en valves, qui laissent échapper la noix proprement dite, c'est-à-dire le noyau lignifié et la graine oléagineuse incluse.

Le fruit du Mûrier (*Morus* : Urticée) est un exemple de *drupe composée* (fig. 1250), dans laquelle chaque drupe élémentaire est en outre concrescente avec son calice, lui-même charnu ; celui de la Ronce (fig. 1296) est simplement une *drupe multiple*.

Annexes du fruit. — En même temps que le pistil se change en fruit, d'autres organes floraux, qui, ailleurs, sont peu développés ou même éphémères, peuvent s'accroître pour constituer des *annexes du fruit*.

C'est déjà une annexe que la couche périphérique, de nature essentiellement calicinale, des fruits de provenance infère (Composées, Pomacées, Iridées).

Dans les fruits supères, c'est le plus ordinairement le calice ou le réceptacle floral, ou les deux formations à la fois, qui, plus ou moins accrues, subsistent sous le fruit ; parfois c'est simplement l'involucre (Charme, fig. 1256). Dans la fraise, par exemple (fig. 1255), le calice (*e*), doublé d'un involucre ou calicule de dix folioles (*d*), est persistant, et le réceptacle des carpelles (*a*), énormément accru, forme la partie charnue rouge sur laquelle sont insérés en spirale les nombreux akènes (*b*), issus de ces carpelles ; dans la framboise (fig. 1296), les akènes sont remplacés par de petites drupes et le réceptacle est beaucoup moins épais.

C'est quelquefois la tige sous-jacente au fruit qui s'épaissit et devient charnue, parfois même comestible, comme dans l'Anacarde (*Anacardium occidentale :* Térébinthacée).

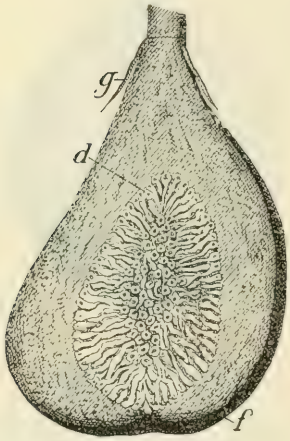


Fig. 1302.

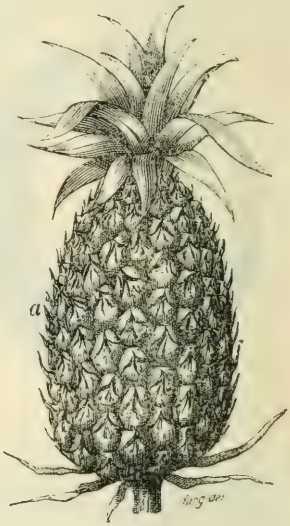


Fig. 1303.

Fig. 1302. — Coupe d'une figue, fruit composé. — *g*, bractées ; *f*, réceptacle concave charnu ; *d*, fleurs tapissant la coupe, et groupées en petites *cymes* unisexuées, dans chacune desquelles la fleur centrale naît en effet la première ; les cymes mâles sont localisées au voisinage de l'orifice de la figue ; les cymes femelles sur le reste de la surface réceptaculaire.

Fig. 1303. — Fruit composé de l'Ananas. — *a*, bractées, devenues charnues et soudées aux fruits (baies) ; en haut, prolongement de la tige feuillée.

Dans le *cynorrhodon*, fruit du Rosier, les akènes sont renfermés dans une coupe réceptaculaire rouge, charnue, riche en acide malique (fig. 892) ; dans le Coqueret Alkékenge (*Physalis Alkekengi :* Solanée), le calice accrescent forme un vaste sac rouge, qui finit par envelopper complètement la baie et qui est beaucoup plus large qu'elle.

Annexes des fruits composés. — Les annexes du fruit sont surtout développés dans les fruits composés.

Ainsi, dans la figue (fig. 1302), la partie charnue comestible représente simplement le réceptacle de l'inflorescence, tandis que les grains durs intérieurs sont autant d'akènes ou fruits proprement dits. Dans l'Artocarpe (vulgairement arbre à pain), les akènes sont portés par un réceptacle sphérique énorme ; dans la Dorsténie, le réceptacle est étalé en une large table charnue.

Plus compliqué encore est le fruit de l'Ananas (fig. 1303). En effet, outre les baies infères, il comprend les bractées mères des fleurs (*a*) et la tige axile de l'inflorescence avec sa couronne libéroligneuse, le tout aggloméré en une masse charnue succulente.

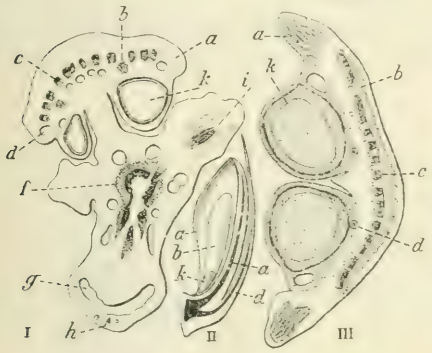


Fig. 1304.

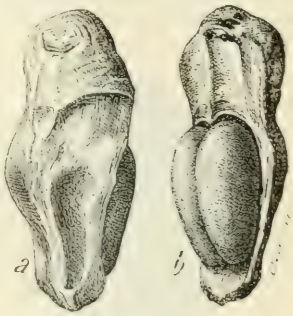


Fig. 1305.

Fig. 1304. — Fruit du Tsuge du Canada (*Tsuga canadensis*). — I, coupe d'un axe de cône (*f*) et des appendices insérés au même niveau ; *a*, écaille carpellaire ; *b*, les 2 faisceaux séminaux ; *c*, faisc. libéroligneux de l'écaille ; *d*, poches sécrétrices ; *g*, poche sécrétrice plus large, séparant l'écaille de la bractée mère (voir II) ; *h*, faisceau de la bractée mère ; *f*, faisceaux libéroligneux de l'axe du cône et, en bas, faisceaux de l'écaille, ainsi que (*i*) (gr. : 9). — III, coupe transversale de l'écaille de I, un peu au-dessous de la chalaze ; *a*, sclérenchyme des renflements latéraux de l'écaille ; *d*, faisceaux séminaux ; *b*, sclérenchyme ; *c*, faisceaux libéroligneux de l'écaille ; *k*, graine avec tégument lignifié (gr. : 9). — II, Pseudotsuge (*Pseudotsuga Douglasii*) ; *d*, bractée mère ; *a*, *a*, écaille séminifère, coupée par le milieu ; *k*, graine ; *b*, son aile (Radais).

Fig. 1305. — *a*, écaille carpellaire mûre (fruit) de Pin pignon (face externe) ; *b*, la même, face interne, montrant les deux graines ovoïdes (grand. nat.).

Pareillement, le fruit ou *cône* des Conifères (Pin) est un assemblage de fruits écailleux simples (fig. 1305), toujours ouverts, et accompagnés de leurs bractées mères, avec lesquelles ils sont fréquemment concrescents ; le tout est inséré sur l'axe de l'inflorescence (fig. 1304, I, *f*). C'est là un fruit composé et gymnosperme sec.

2. — Structure du fruit. — 1° Fruits secs. — Pendant la maturation des akènes et des capsules, le contenu cellulaire du péricarpe, parfois très riche en amidon (Pois), se résorbe peu à peu, en même temps que certains éléments de son parenchyme, et parfois même le péricarpe tout entier (noi-

sette), s'épaississent (fig. 1307) et se sclérifient. On constate souvent que c'est dans le voisinage des futurs éléments lignifiés que la réserve amylacée est la plus abondante (Asphodèle).

Dans le Pois, le Haricot, etc., le légume, d'abord vert, prend bientôt une teinte blanche, due à la substitution progressive de grains d'amidon aux corps chlorophylliens (fig. 99); ceux-ci se résorbent ensuite intégralement, au fur et à mesure que se constitue la couche intérieure des fibres obliques, couche de consistance parcheminée.

1° *Akènes.* — Dans l'*akène* du Séneçon, par exemple, le tissu sclérifié forme sous l'épiderme de simples ilots, confinant directement au tégu-

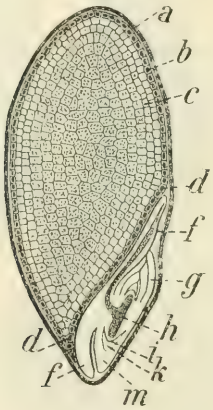


Fig. 1306.

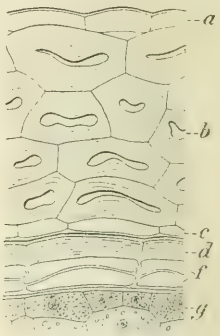


Fig. 1307.

Fig. 1306. — Fruit d'Andropogon (*Andropogon nutans*). — *a*, péricarpe et tégument séminal; *b*, assise protéique digestive; *c*, albumen farineux; *dd*, partie de l'assise protéique qui confine à l'épiderme du cotylédon; *f*, *f*, cotylédon avec sa méristèle; sa portion descendante est libre; *g*, gemmule; *h*, tigelle avec son cordon procambial: *i*, radicule incluse dans la tigelle; *k*, cavité qui la renferme; *m*, extrémité inférieure de la tigelle.

Fig. 1307. — Partie périphérique du caryopse mûr de Crypsis (*Crypsis aculeata*, Graminée). — *a*, épiderme; *b*, parenchyme à membranes épaissies et gélifiées; *c*, épiderme interne du péricarpe; *f*, tégument séminal interne, seul subsistant; *d*, membrane très épaissie de la première assise de ce tégument; *g*, assise protéique de l'albumen (gr.: 600) (Guérin).

ment séminal, parce que les assises intérieures du parenchyme des carpelles ont été résorbées pendant le développement. Dans le Salsifis des prés, c'est un anneau scléreux entier qui se différencie dans la partie intérieure du péricarpe; dans la Centaurée, la couche externe est oxalifère, et la couche interne sclérifiée.

2° *Caryopse.* — Chez les Graminées, l'ovaire unicarpellé renferme un unique ovule, toujours pourvu de deux téguments; ceux-ci sont formés chacun en règle générale de deux assises seulement de cellules, parfois d'un plus grand nombre, de 6 à 8 en tout dans le Maïs.

Or, déjà peu après la formation de l'œuf, le tégument externe est résorbé ; l'interne, seul subsistant (fig. 1307, *f*), se trouve plus ou moins écrasé contre le péricarpe, et parfois même reste méconnaissable (Maïs). Exceptionnellement, le tégument interne se résorbe comme l'externe, ce qui réduit la graine à l'amande (albumen et embryon).

Quant à la paroi ovarienne, elle conserve rarement toutes ses assises dans le caryopse mûr (Crypsis, fig. 1307 ; dans cette dernière plante, le parenchyme *b*) épaissit fortement et gélifie ses membranes. D'ordinaire la zone interne, et plus souvent encore la zone moyenne du carpelle subissent la résorption ; il peut même ne rester à la maturité que l'épiderme carpellaire externe (Eleusine).

Ajoutons que l'épiderme du nucelle subsiste parfois intact dans le fruit, à la périphérie de l'albumen, et même, dans le Brome, cette assise acquiert un assez grand développement.

3° *Capsules.* — La *paroi des capsules* (fig. 1309) offre généralement à considérer : 1° l'épiderme extérieur ; 2° une couche parenchymateuse sèche, à membranes non épaissies ; 3° une couche lignifiée (fig. 1309, *b*), interrompue d'ordinaire au niveau des fentes de déhiscence (*a*) ; 4° enfin l'épiderme intérieur.

Parfois, c'est la couche extérieure de parenchyme avec l'épiderme qui se lignifient (Caryophyllées).

Paroi à une seule assise. — Une simplification remarquable de structure s'observe dans la capsule du Mouron rouge (*Anagallis arvensis*, Primulacée, fig. 1271). La paroi y est en effet réduite à une assise unique de cellules irrégulières, sauf le long de la ligne circulaire de déhiscence, où elles sont allongées et étroites.

2° **Baies.** — L'épiderme des baies, à cuticule nette (Raisin,...), couvre un parenchyme charnu, formé de cellules, tantôt simplement accrues pendant la maturation (Berbéride), tantôt multipliées (Capsique), auquel cas le nombre des assises peut se trouver notablement augmenté.

Ce parenchyme comprend ordinairement une couche collenchymateuse externe et une couche parenchymateuse succulente interne.

3° **Drupes.** — Le mésocarpe des drupes offre les mêmes caractères que le parenchyme des baies, c'est-à-dire qu'il est le plus souvent collenchymateux en dehors et parenchymateux succulent en dedans ; parfois il est parsemé de cellules scléreuses (fig. 16), tantôt isolées, tantôt groupées en petits nodules, tels qu'on les rencontre dans les poires, dites pierreuses. Le parenchyme est parcouru de faisceaux vasculaires, formant parfois un réseau très apparent (cerise,...).

Le noyau du fruit consiste en cellules et en fibres sclérifiées ; il correspond à la couche interne du parenchyme carpellaire, parsemée de faisceaux vasculaires, ainsi qu'à l'épiderme intérieur.

Maturation des baies et des drupes. — Dans leur jeune âge, les baies et les drupes sont ordinairement vertes, fortement *acides* et en outre très âpres par leur *tanin*.

Les acides les plus répandus sont les *acides citrique*, *tartrique* et *malique* (p. 149) : le premier est particulièrement abondant dans les citrons et les oranges ; le second prédomine dans le raisin ; le troisième dans les pommes, les sorbes (*Sorbus aucuparia*) et les cormes (*Sorbus domestica*).

Les corps chlorophylliens du fruit jeune renferment de l'*amidon*, parfois même, comme dans la banane, en proportion telle que le fruit non mûr est farineux.

Pendant la maturation, sous l'action de la chaleur et de la lumière, s'opère progressivement une *résorption* de ces principes : cette résorption est complète pour l'amidon, plus ou moins complète pour la chlorophylle et le tanin, partielle seulement pour les acides organiques. Mais il arrive aussi que le fruit, en mûrissant, se charge de plus en plus de principes acides, comme on le constate si nettement pour l'acide citrique dans l'orange et le citron.

L'apport de la sève étant très ralenti à l'époque où le fruit, non encore mûr, approche de sa taille définitive, les réserves (tanin....) sont en parties consommées pour l'entretien de la respiration du fruit, et le carbone correspondant se trouve exhalé sous forme d'anhydride carbonique. La portion restante (acides....) donne lieu à une production de *saccharose*, qui petit à petit est converti par hydratation en *sucre interverti*, mélange à molécules égales de dextrose ou glucose proprement dit et de lévulose ou fructose.

C'est la dextrose qui cristallise à la longue en efflorescences blanches sur les fruits charnus desséchés (raisin, prune, figue).

Selon les plantes, de deux choses l'une. Ou bien le fruit mûr ne contient plus que du sucre interverti, le saccharose de la période antérieure ayant été intégralement dédoublé (raisin, groseille, figue) ; ou bien il renferme encore, avec le dextrose et le lévulose, une certaine proportion de saccharose non interverti, ce qui fait alors trois sucres distincts (abricot, pêche, prune, ananas, banane).

Un certain nombre de fruits, notamment ceux de l'Olivier et du Cornouiller, accumulent de l'*huile* dans leur péricarpe, au lieu d'amidon. L'olive jeune est dépourvue de tanin ; mais elle renferme une notable proportion de *mannite*, principe sucré, qui disparaît par la suite, sans doute pour contribuer en partie à la production de l'huile.

3. — Déhiscence. — 1° Mécanisme de la déhiscence des capsules. — La déhiscence des fruits capsulaires ne s'opère, en règle générale, que lorsque la *dessiccation des tissus* est suffisamment avancée, et c'est d'ordinaire au moment le plus chaud de la journée que le phénomène s'effectue le mieux.

En conséquence, tout fruit arrivé à maturité, mais non encore ouvert, qui vient à être abandonné dans une atmosphère humide, ou à plus forte raison dans l'eau, reste clos, et s'il se trouvait déjà partiellement ouvert, il se referme.

C'est ce que l'on peut vérifier avec la capsule de l'Erodium (Géraniacée, fig. 1314). Ce fruit, formé de cinq carpelles à placentation axile, s'ouvre, par déhiscence septicide, en cinq coques, qui sont peu à peu soulevées par les cinq arêtes (*b*), en lesquelles se divise la portion périphérique du style très accru ; en même temps, ces arêtes s'enroulent en spirale autour de la colonne stylaire restante (*c*). Quand le fruit est plongé dans l'eau, les filaments stylaires se déroulent, par suite de l'absorption du liquide ; mais il suffit d'une nouvelle dessiccation pour leur faire reprendre leur forme spiralée.

Rôle de la couche fibreuse. — La déhiscence des capsules résulte essentiellement du jeu de la *couche fibreuse du péricarpe :* le mécanisme du phénomène est *purement physique.*

La propriété caractéristique des fibres lignifiées qui composent ce tissu de déhiscence est de se contracter proportionnellement *moins*, par la dessiccation, *suivant leur longueur que suivant leur épaisseur.*

On peut s'en rendre compte au moyen de deux minces copeaux de bois rectangulaires (fig. 1308), de même surface, taillés parallèlement à la direction des fibres qu'ils renferment. Ces rectangles sont découpés de telle manière que, dans l'un d'eux (*1*), les fibres sont parallèles au grand côté, et dans l'autre (*2*), au petit côté. Après les avoir imbibés d'eau, on les colle l'un sur l'autre, en les superposant exactement : les fibres se trouvent ainsi croisées (fig. 1308, *3*). Or, pendant

la dessiccation, on voit le système, d'abord plan, se courber et devenir concave sur la face occupée par le copeau *2*, ce qui prouve que le raccourcissement de ce dernier, suivant l'épaisseur des fibres, est plus grand que le raccourcissement de *1*.

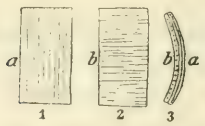


Fig. 1308.

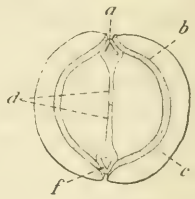


Fig. 1309.

Fig. 1308. — *1*, copeau de bois, imbibé d'eau, dont les fibres sont parallèles au grand côté (*a*) ; *2*, les fibres sont parallèles au petit côté ; *3*, les deux, collés l'un à l'autre et courbés par la dessiccation (section médiane).

Fig. 1309. — Coupe transversale de la silique du Sisymbre (*Sisymbrium acutangulum*). — *a*, *f*, faisceaux de fibres, longeant les placentas ; *b*, bandes ligneuses transversales des carpelles ; *c*, parenchyme ; *d*, cloison.

suivant la longueur des mêmes fibres ; et la direction des fibres de *1* sera la direction de plus forte courbure.

C'est par une action physique du même genre, d'ailleurs

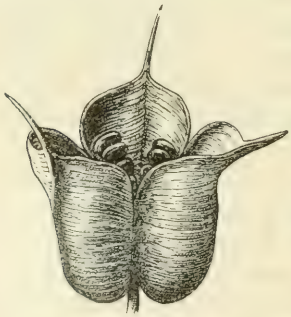


Fig. 1310.

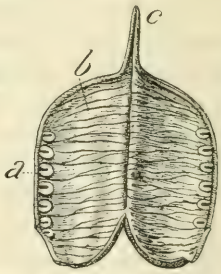


Fig. 1311.

Fig. 1310. — Follicules d'Hellébore après la déhiscence, portant encore des graines (grand. nat.).

Fig. 1311. — Carpelle d'Hellébore étalé. — *a*, cicatrice d'attache des graines au placenta ; *b*, striation transverse (bandes de fibres, v. fig. 1312) du carpelle ; *c*, style et stigmate.

entièrement comparable à celle dont l'assise sous-épidermique des anthères est le siège, que se produit la déhiscence des capsules : la dessiccation donne lieu, par suite de l'inégale lignification tout autour des carpelles, à un raccourcissement

inégal des diverses zones du péricarpe, d'où résultent des tractions, et finalement des ruptures.

Précisons le phénomène par quelques exemples.

Hellébore. — Le fruit de l'Hellébore est multiple (fig. 1310), et chaque carpelle s'ouvre par la suture placentaire ; c'est donc un follicule.

La section transversale (fig. 1312) montre la nervure médiane (I, *c*), dont le faisceau libéroligneux est renforcé extérieurement par un faisceau de fibres longitudinales lignifiées ; du côté opposé (*a*), les bords placentaires renferment deux semblables faisceaux fibreux *longitudinaux*, séparés l'un de l'autre par les deux portions juxtaposées de l'épiderme carpellaire, à cellules non cutinisées à ce niveau (fig. 1313, *h*, *f*), ce qui

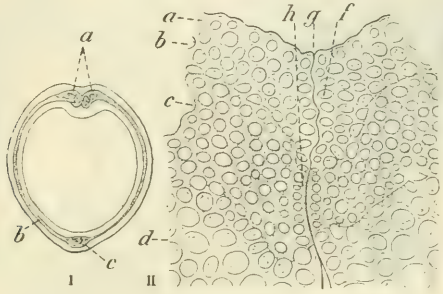


Fig. 1312. Fig. 1313.

Fig. 1312 et 1313. — Déhiscence de l'Hellébore (*Helleborus fœtidus*). — I, coupe transversale du follicule ; *a*, faisceaux de fibres, longeant la nervure ventrale du carpelle ; *b*, faisceaux transversaux ; *c*, faisceau de la nervure médiane. — II, coupe transversale de la région ventrale placentaire du follicule : *a*, épiderme ; *b*, parenchyme épaissi ; *c*, fibres lignifiées ; *d*, parenchyme ordinaire ; *f*, épiderme, non lignifié, de la suture ; *h*, même épiderme, lignifié ; *g*, ligne de déhiscence (Leclerc du Sablon).

facilite la déhiscence. Les faisceaux fibreux médian et marginaux sont reliés latéralement par de nombreux faisceaux de fibres *transversales* (fig. 1311, *b* et 1312, *b*).

D'après cette structure, on voit que le raccourcissement des faisceaux placentaires par la dessiccation sera moindre, suivant l'axe du fruit, que le raccourcissement de l'ensemble des faisceaux transversaux, suivant ce même axe ; il en résultera, par traction, une dissociation des deux lames épidermiques accolées (fig. 1313, *h*, *f*) et conséquemment l'ouverture du follicule, le long de la suture placentaire (*g*).

Lin. — La capsule du Lin (fig. 164) contient cinq loges, subdivisées chacune en deux autres par une fausse cloison. Elle s'ouvre par dix fentes terminales, en correspondance avec les cloisons.

La paroi comprend, à la suite de l'épiderme extérieur, quelques assises lignifiées, mais à membranes de moins en moins épaisses, à mesure que l'on s'éloigne de l'épiderme. Au niveau des lignes de déhiscence, la lignification est notablement moindre.

On voit qu'ici la dessiccation entraînera un raccourcissement plus grand dans la zone périphérique de la paroi, où les membranes sont plus épaisses, que dans la zone profonde, d'où résultera un reploiement des valves vers le dehors.

De même, dans le Géranium (fig. 1283), les cinq filaments ou arêtes stylaires (*b*) des cinq carpelles se replient en dehors, parce que les éléments lignifiés, qui les composent entièrement, sont à paroi plus épaisse dans les assises externes que dans les assises internes ; dans l'Erodium (fig. 1314), autre Géraniacée, à disposition stylaire analogue, ces mêmes filaments s'enroulent en spirale, soit isolément, soit autour de la colonnette stylaire restante, parce que, dans leur région inférieure, les fibres qui correspondent à la région médiane de leur face externe sont plus épaisses

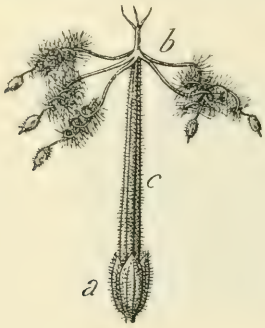


Fig. 1314.

Fig. 1315.

Fig. 1314. — Capsule d'Erodium après la déhiscence. — *a*, calice velu, persistant ; *b*, les cinq carpelles ou coques, tordus en hélice ; *c*, colonnette stylaire axile restante ; en haut, trois des cinq stigmates.

Fig. 1315. — Carpelle isolé d'Erodium (*Erodium cicutarium*, Géraniacée), après la déhiscence.

que celles des bords et se contractent par conséquent plus qu'elles, ce qui entraîne la torsion (fig. 1315).

Sisymbre (*Sisymbrium acutangulum*). — Ici, la couche lignifiée intérieure (fig. 1309, *b*) vient rejoindre l'épiderme superficiel au niveau des deux placentas pariétaux, qui renferment chacun un faisceau fibreux très développé (*a*). Entre ces faisceaux se trouvent quelques assises de parenchyme mou, qui se dissocient au moment de la déhiscence, par suite de la traction occasionnée par la dessiccation des fibres.

Papilionacées. — Dans l'Ajonc (*Ulex europæus*), le Genêt (fig. 1316) et diverses autres Papilionacées, la couche externe de la gousse est parenchymateuse ; l'interne, lignifiée, est interrompue seulement le long du placenta (fig. 1317, *f*). En cette dernière région, on remarque, extérieurement aux faisceaux libéroligneux (fig. 1318, *d*), deux faisceaux fibreux longitudinaux (*c*) ; deux autres faisceaux s'étendent le long de la nervure médiane (fig. 1317, *c*).

La déhiscence résulte ici de la dislocation des cellules moins résistantes comprises entre les deux paires de faisceaux fibreux placentaires (fig. 1317, *a*) et entre les faisceaux médians (*c*) ; de là deux fentes et deux valves.

Parfois les valves du fruit *s'enroulent en spirale* (fig. 1316), comme dans l'Ajonc, la Gesse, etc., parce que les cellules épidermiques, qui sont allongées obliquement, inclinées d'environ 40 degrés sur l'axe du fruit, sont croisées avec les fibres de la couche intérieure du péricarpe. Par la dessiccation, le raccourcissement des fibres sera maximum suivant l'épaisseur des fibres, tandis qu'il sera plus faible pour les cellules épidermiques. Il se produira donc une courbure convexe du côté de l'épiderme et telle, que la direction de plus forte courbure corresponde à la normale aux

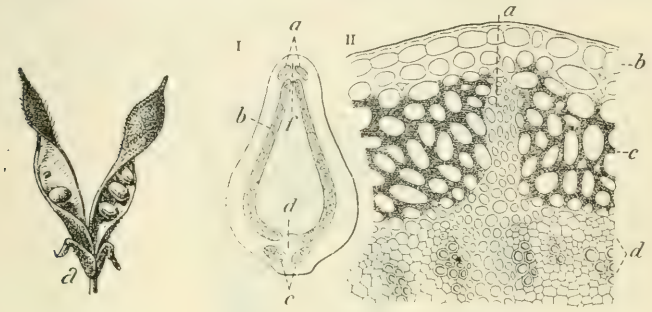


Fig. 1316. Fig. 1317. Fig. 1318.

Fig. 1316. — Gousse de Genêt (*Genista sagittalis*), après la déhiscence. — *a*, calice persistant (grand. nat.).

Fig. 1317 et 1318. — I, coupe transversale de la gousse de l'Ajonc (*Ulex europæus*) ; *d*, *f*, zone de cellules molles, qui seront dissociées au moment de la déhiscence ; *a*, faisceaux de fibres placentaires ; *c*, faisceaux de la nervure médiane ; *b*, bandes lignifiées des valves. — II, coupe transversale de la région placentaire ; *a*, cellules molles ; *b*, épiderme carpellaire ; *c*, faisceaux fibreux placentaires ; *d*, faisceaux libéroligneux (Leclerc du Sablon).

fibres, c'est-à-dire à l'axe même des cellules épidermiques : cette direction étant oblique, il en résultera une torsion, un enroulement du fruit.

Cas d'une couche lignifiée continue — Lorsque la *couche lignifiée* du péricarpe, au lieu d'être interrompue, comme à l'ordinaire, au niveau des fentes de déhiscence, est *continue*, les cellules de ces dernières régions sont d'ordinaire moins fortement unies (Caryophyllées).

Dans le cas où elles offrent, là aussi, une grande résistance, ce n'est qu'après une longue dessiccation que la force de contraction devient suffisante à rompre le fruit, et la déhiscence se fait alors presque toujours de façon soudaine, parfois même avec une véritable *explosion*, comme dans le Hure crépitant ou Sablier élastique (fig. 1268).

2° Mécanisme de la déhiscence des fruits charnus. — Parmi les fruits charnus déhiscents, d'ailleurs rares, on remarque la capsule élastique de la Balsamine (fig. 1284), la baie pyriforme et aromatique du Muscadier (fig. 1294) et celle de l'Ecballium (Cucurbitacée) (fig. 1319).

Contrairement au cas des fruits secs, l'*eau* est ici *indispensable à la déhiscence ;* car c'est de la turgescence des parenchymes carpellaires que naissent les forces nécessaires à la rupture des parois.

Aussi suffit-il, au moment de la maturité, d'élever la température du fruit, pour provoquer du même coup la déhiscence, par suite de la distension croissante que subissent les

Fig. 1319. — Rameau fructifère d'Ecballium (*Ecballium elaterium*). — *a*, capsule velue ; *d*, niveau où elle se détache ; *b*, capsule séparée, projetant les graines et la gelée mucilagineuse interne ; *c*, pédicelle.

parois, sous l'effort exercé par la pulpe charnue intérieure, de plus en plus riche en eau. C'est ce que l'on peut vérifier facilement avec la capsule charnue de la Balsamine ou Impatiente (*Impatiens noli-tangere*) : posée dans le creux de la main, à l'époque de la maturité, elle y éclate en quelques instants, suivant le mode septifrage, en reployant tout aussitôt ses quatre ou cinq valves en spirale vers le haut (fig. 1285), ce qui met à nu le placenta axile. Les graines peuvent être de la sorte projetées à plusieurs mètres de distance.

Baie de l'Ecballium. — Dans l'Ecballium (*Ecballium elaterium*), en même temps que la baie ovoïde rompt son attache au pédicelle (fig. 1319, *d*), elle se trouve lancée à distance, tant est grande la pression intérieure de turgescence, due à l'accumulation d'eau. Dès après ce lancement, le retour

élastique de la paroi distendue entraîne tout à la fois la projection des graines incluses (*b*), et de la masse mucilagineuse du péricarpe, dans laquelle elles sont noyées.

C'est ce mucilage, fortement endosmotique, qui, au cours de la maturation, absorbe si énergiquement l'eau.

Lorsque la baie approche de sa maturité, le parenchyme sous-épidermique se dissocie par gélification, au niveau de la jonction du pédicelle et du fruit. Il arrive alors que la pression de turgescence finit par dépasser la résistance déjà bien diminuée de l'attache et provoque tout à la fois la projection du fruit et le lancement des graines.

En perforant l'extrémité libre d'un fruit d'Ecballium à peu près mûr, on assiste pareillement à la sortie brusque des graines par l'orifice ainsi établi.

NEUVIÈME PARTIE

STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT DES PLANTES CRYPTOGAMES

SECTION I

CRYPTOGAMES VASCULAIRES

Définition. — Les Cryptogames vasculaires ou *Ptéridophytes*, caractérisées, par rapport aux Muscinées ou *Bryophytes* et aux Thallophytes, par la différenciation de leur appareil végétatif en *racine*, *tige* et *feuille* (p. 5), comprennent trois classes bien distinctes :

1° Les *Filicinées*, représentées par les *Fougères* (fig. 1321), les *Marattiacées* (Marattie, Angioptéride, fig. 1360), les *Ophioglossées* (Ophioglosse, fig. 1359; Botryche) et les *Hydroptéridées* (Salvinie, fig. 1365; Pilulaire, fig. 1368; Marsilie, fig. 1370 ; Azolle, fig. 1372) ;

2° Les *Equisétinées*, réduites dans la flore actuelle au seul genre Prêle (*Equisetum*) fig. 1376) ; cette classe était beaucoup mieux représentée à l'époque houillère ;

3° Les *Lycopodinées*, renfermant, d'une part, le genre Lycopode (fig. 1390) ; d'autre part, avec des organes de reproduction plus différenciés, les genres Sélaginelle (fig. 1393) et Isoète.

Analogie avec les Phanérogames. — Les plantes cryptogames ne produisent pas de fleurs.

On verra néanmoins que leur développement, et en particulier le mode de formation de leurs diodes et de leurs gamètes,

rattache étroitement les Cryptogames vasculaires aux Phanérogames gymnospermes, qui n'en sont en réalité que le prolongement pur et simple, et par suite aux Phanérogames angiospermes, qui, on le sait, dérivent des gymnospermes (p. 884). C'est donc véritablement un tout continu que forme le vaste groupe des plantes vasculaires.

D'autre part, l'analogie n'est pas moins nette (p. 1094) entre les Cryptogames vasculaires et les Muscinées, et, enfin, il existe un lien étroit entre les Muscinées et les Thallophytes les plus élevées (v. *Floridées*).

L'étude comparée du développement de la plante conduit ainsi à la notion de l'*Unité du Règne végétal* tout entier.

CHAPITRE PREMIER

FILICINÉES

Prenons ici les Fougères comme base de notre étude, et indiquons ensuite sommairement les particularités les plus importantes qu'offrent à considérer la structure et le développement du corps chez les autres familles de Filicinées.

I. — FOUGÈRES

1. — Conformation externe. — Dans un très grand nombre de Fougères, la *tige* (fig. 1321, *a*) est entièrement souterraine, et seules les feuilles ou *frondes* (*c*) s'élèvent dans l'air. De nombreuses *racines latérales* (*b*), issues du rhizome, et d'ordinaire très grêles, s'enfoncent dans le sol.

Dans le jeune âge, les feuilles (*d*) sont recourbées en manière de crosse (*préfoliation circinée*, p. 309).

1° Tige. — Le *rhizome*, nu à son sommet, et non, comme à l'ordinaire, constitué en bourgeon terminal, est couvert d'écailles foliacées protectrices, parfois douées aussi de propriétés absorbantes, et qui sont rattachées à l'épiderme par un pédicule plus ou moins marqué ; il porte en outre des *bourgeons*, placés à proximité des feuilles.

Les écailles sont jaunes, brunes ou noires, et consistent d'ordinaire en une simple lame de cellules.

Dans le Polypode commun (fig. 1340), le rhizome rampe à peu près horizontalement dans le sol et s'y ramifie abondamment (d'où son nom) ; dans le Polystic Fougère-mâle (*Polystichum Filix-mas*), il est dirigé obliquement et s'élève un peu au-dessus de la surface ; dans la Ptéride aquiline (Fougère-Aigle, *Pteris aquilina*), espèce plus répandue encore que les précédentes, il s'enfonce au contraire assez profondément.

Un certain nombre de Fougères, dites *arborescentes*, offrent une *tige aérienne* (fig. 1333), dressée en manière de tronc

simple, et couverte de racines adventives descendantes, ainsi que des bases dressées persistantes des pétioles ; à la longue les cordons vasculaires ou stèles de ces dernières s'isolent.

Fig. 1320.

Fig. 1321.

Fig. 1320. — Partie d'une fronde de Polystic Fougère-mâle, montrant les sores, couverts chacun d'un indusie réniforme.

Fig. 1321. — Polystic Fougère-mâle. — *a*, rhizome ; *b*, racines latérales ; *c*, frondes ; *d*, jeune fronde (préfoliation circinée) (0m,60).

par suite de la destruction du parenchyme interposé. Telles sont les Cyathéacées : leur port rappelle celui des Palmiers.

2° Racine. — Les *racines* des Fougères, *toujours latérales*, dépassent rarement deux millimètres de diamètre ; elles portent d'ordinaire *deux rangées seulement de radicelles* (fig. 1323, *b*) (disposition *isostique*, p. 251). Leur teinte brune ou noire, sauf au sommet, qui est d'un jaune verdâtre, leur

vient d'une sorte de tanin, l'*acide filicitannique*, qui imprègne les membranes des cellules superficielles, lesquelles sont souvent prolongées en poils.

Contrairement aux racines des Phanérogames, qui renouvellent chaque année leurs portions mortifiées, celles des Fougères sont douées d'une remarquable longévité.

Insérées d'ordinaire à la face ventrale des rhizomes, les racines y sont, tantôt distribuées sans ordre apparent (racines *éparses* ou *adventives* : Ptéride aquiline, Adianthe), tantôt placées au-dessous des feuilles (racines *sous-foliaires*). Dans

Fig. 1322.

Fig. 1323.

Fig. 1322. — Base d'une feuille d'Aspide (*Aspidium aculeatum*), portant de nombreux bourgeons adventifs.

Fig. 1323. — Racines de Fougères. — *a*, d'Osmonde royale (*Osmunda regalis*), avec un seul rang de radicelles ; *b*, avec deux rangées de radicelles opposées et sommet détruit ; *f*, rhizome d'Odontoloma (*Odontoloma tenuifolium*) ; *c*, bases des pétioles ; *d*, racines latérales foliaires, naissant par paires, et dirigées en avant à leur base (grand. nat.) (Lachmann).

ce dernier cas, on peut trouver de une à trois racines par feuille, deux par exemple chez l'Osmonde (fig. 1323, *d*).

Par exception, les racines de Cératoptéride (*Ceratopteris thalictroides*) naissent de la base même des pétioles (racines *foliaires*), et non, comme à l'ordinaire, de la tige.

3° **Feuille.** — Les feuilles ou frondes, toujours pétiolées, sont rarement entières (Scolopendre, fig. 1343), parfois simplement lobées (Polypode, fig. 1340, I; Blechnum) : le plus souvent, leur limbe, ainsi que leur pétiole, se ramifient à plusieurs degrés, ce qui en complique singulièrement l'aspect (Aspide, fig. 1320-1322).

Les feuilles composées des Fougères peuvent du reste acquérir un énorme développement, puisqu'elles atteignent jusqu'à six mètres de longueur dans certaines Cyathéacées.

On observe fréquemment une différence marquée entre les *feuilles végétatives* et les *feuilles fertiles* (p. 1032). Dans le genre Blechnum (*Blechnum Spicant*), par exemple, les frondes fertiles portent des lobes beaucoup plus étroits.

Les feuilles des Fougères produisent assez souvent des *bourgeons adventifs*, par exemple le long du pétiole principal et à la base de ses ramifications, comme dans l'Aspide (fig. 1322), ou vers la base du pétiole,

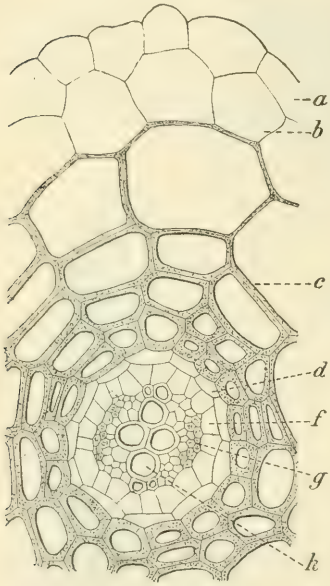


Fig. 1324.

Fig. 1325.

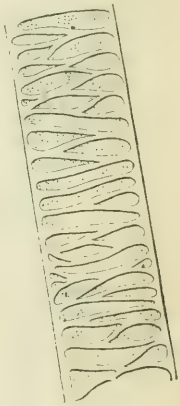


Fig. 1326.

Fig. 1324. — Coupe transversale de la racine du Néphrolépis (*Nephrolepis exaltata*). — *a*, assise pilifère ; *b*, écorce externe, à une seule assise de cellules ; *c*, écorce interne, à membranes épaissies et brunes ; *d*, endoderme ; *f*, péricycle ; *g*, liber ; *h*, bois (bande diamétrale) (Lachmann).

Fig. 1325. — Vaisseau scalariforme de Fougère, avec cloison oblique en bas.

Fig. 1326. — Portion de cloison transverse, très oblique, d'un tube criblé de Cyathée (*Cyathea medullaris*), portant de très nombreuses plages criblées (gr. : 400) (Poirault).

comme dans la Ptéride aquiline et la Fougère-mâle ; le pétiole est fréquemment couvert d'écailles protectrices brunes.

Un caractère particulier de la feuille des Fougères est la lenteur avec laquelle s'effectue son développement, qui exige souvent plusieurs années ; en outre, sa croissance terminale est indéfinie, et non éphémère comme chez les Phanérogames.

2. — Structure des Fougères. — 1° Racine. — Les racines des Fougères (fig. 1324) comprennent une écorce

épaisse et, un cylindre central relativement étroit ; leur structure, comme aussi celle de la tige, reste *purement primaire*.

a) L'*écorce externe*, d'ordinaire brune ou noire (*ab*), est formée de cellules à *paroi mince*, fréquemment réticulée, parfois pourvue d'épaississements locaux en manière de verrue saillante dans la cavité cellulaire (fig. 1327). L'*écorce interne* (fig. 1324, *c*) s'en distingue par les *épaississements foncés* de ses membranes : dans la Ptéride aquiline et le Néphrolépis, par exemple, ces épaississements sont uniformes, et c'est un manchon continu de sclérenchyme qui entoure le cylindre central; dans l'Asplénium, le Cétérach, les épaississements sont prédominants sur les faces externes, et affectent par suite la forme de fer à cheval.

En face des faisceaux ligneux, la couche de sclérenchyme est fréquemment interrompue ou tout au moins très amincie, ce qui facilite la sortie des radicelles.

L'endoderme (*d*), non épaissi, offre les cadres subérifiés caractéristiques de cette assise (p. 234).

b) Le *cylindre central* ne renferme d'ordinaire que *deux faisceaux ligneux* (*structure binaire*) (*h*), adossés extérieurement au péricycle (*f*), et unis entre eux intérieurement en bande diamétrale, ce qui supprime la moelle ; de part et d'autre de la bande ligneuse se trouvent les *deux faisceaux libériens* (*g*), formés de tubes criblés et de parenchyme. Rarement la racine des Fougères est *ternaire*.

Les vaisseaux sont *scalariformes* (fig. 1325) ; quant aux tubes criblés, ils offrent un ou plusieurs cribles sur leurs cloisons transverses, selon l'obliquité de ces dernières. Dans les Cyathéacées, les cloisons étant très obliques, le nombre des plages criblées devient considérable (fig. 1326).

La ramification de la racine s'effectue suivant le mode *isostique* ; c'est-à-dire que, malgré la structure binaire (p. 250), les radicelles naissent en face des faisceaux ligneux et forment par conséquent deux rangées opposées (fig. 1123, *b*).

2° Tige. — La tige des Fougères est *polystélique* (p. 285). Ce n'est que dans sa région inférieure et initiale qu'elle ne renferme qu'un seul cylindre central, qu'en d'autres termes elle est monostélique. Plus haut, cette stèle unique, sans moelle, se dichotomise une ou plusieurs fois ; en sorte que, dans la partie épaisse de la tige, c'est un cercle plus ou moins régulier de stèles, d'ordinaire libres, que l'on rencontre

(fig. 1328, I), plongées dans le parenchyme cortical : ce dernier s'étend aussi bien en dedans des stèles qu'en dehors (fig. 1331).

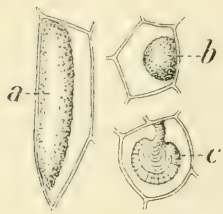


Fig. 1327.

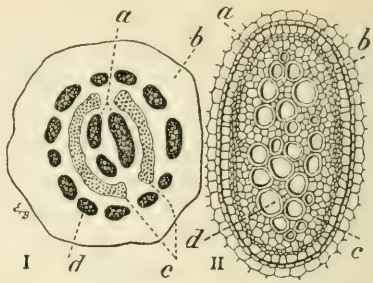


Fig. 1328.

Fig. 1327. — Cellules corticales de la racine de Vittaria (Cryptogame vasculaire). — *a*, épaississement de membrane (vue longitudinale) ; *b*, coupe transversale ; *c*, même cellule, après action de l'hypochlorite de soude, montrant les couches concentriques de cellulose (gr. : 300) (Poirault).

Fig. 1328. — I, coupe transversale du rhizome de la Ptéride aquiline ou Fougère-Aigle ; *a*, stèles caulinaires (tige *polystélique dialystèle*) ; *b*, écorce ; *c*, bandes de sclérenchyme ; *d*, stèles foliaires, issues des précédentes à un niveau inférieur (gr. : 5). — II, stèle grossie ; *a*, endoderme ; *b*, péricycle ; *c*, anneau de liber ; *d*, bande diamétrale de bois.

Par exception, la tige de l'Osmonde royale reste partout monostélique, avec faisceaux libéroligneux distincts. et moelle.

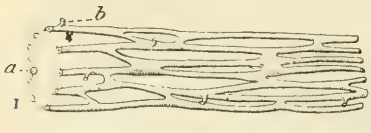


Fig. 1329.

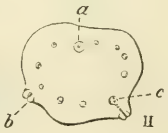


Fig. 1330.

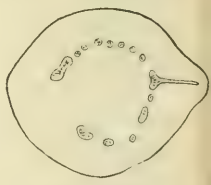


Fig. 1331.

Fig. 1329 et 1330. — Tige *polystélique dialystèle* du Polypode (*Polypodium vulgare*). — I, réseau stélique de la face ventrale du rhizome ; *a*, stèle dorsale médiane ; *b*, faisceau destiné à une racine latérale. — II, coupe transversale ; *a*, stèle dorsale médiane ; *b*, racine à trajet oblique ; *c*, stèle et faisceau de racine normal à l'axe (gr. : 3) (Lachmann).

Fig. 1331. — Coupe transversale du rhizome *polystélique dialystèle* d'Olfersia (*Olfersia cervina*). — On voit cinq stèles caulinaires (plus grosses) ; à droite, une stèle gemmaire, en voie de sortie dans le bourgeon ; en haut, un groupe de stèles foliaires (gr. : 4) (Lachmann).

Les assises les plus externes du parenchyme de la tige, y compris l'épiderme, sont souvent sclérifiées et brunies (Cyathée. fig. 1333), ce qui en fait un manchon protecteur ; il en est de même du parenchyme qui entoure immédiatement les stèles (fig. 1332, *a*). Indépendamment de ces anneaux sclé-

renchymateux, on remarque, épars dans l'écorce, ou localisés dans le voisinage de l'axe, des cordons plus ou moins apparents de cellules scléreuses brunes, dont la différenciation est très précoce ; la Ptéride, par exemple, renferme deux semblables faisceaux de sclérenchyme, très larges, extérieurement aux deux stèles caulinaires (fig. 1328, I, *c*).

Dans le Polypode commun (fig. 1330) et la Fougère-mâle, il ne se produit au contraire aucun épaississement de membranes dans le parenchyme fondamental.

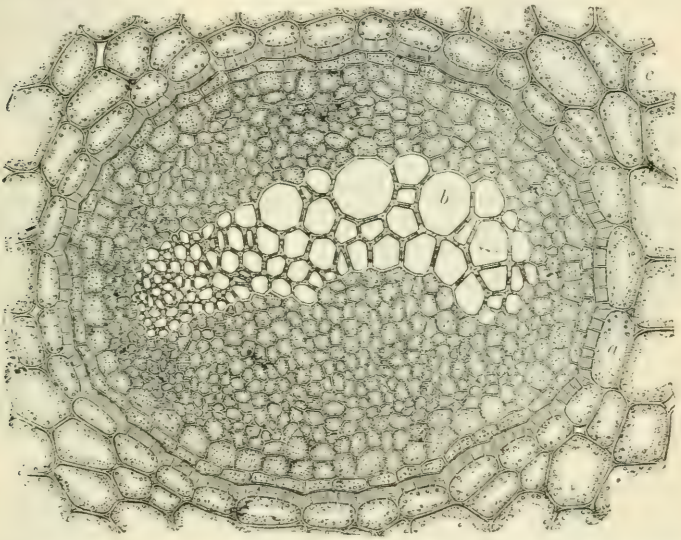


Fig. 1332. — Coupe transversale d'une stèle de Polypode (*Polypodium vulgare*). — *a*, gaine protectrice de la stèle, à épaississements en fer à cheval canaliculés ; *b*, bande ligneuse, entourée par le liber, aminci à droite et à gauche ; le péricycle et l'endoderme amylifère, à cellules aplaties, plus extérieurement, contre *a* ; *c*, parenchyme cortical.

Structure des stèles. — Les *stèles* (fig. 1328, II et 1332) sont limitées chacune par un endoderme propre nettement caractérisé comme tel (fig. 1328, *a*), d'ordinaire aplati, et parfois *dédoublé* par une cloison intérieure aux cadres subérifiés.

Elles se composent (fig. 1328) : 1° d'une zone péricyclique (*b*), qui peut manquer dans les plus petites stèles ; 2° d'une zone libérienne (*c*), composée de parenchyme et de tubes criblés, ces derniers perforés, et les perforations occupées par le cal (p. 204) ; 3° enfin d'une zone ligneuse (*d*), qui remplit toute la portion centrale : les vaisseaux les plus petits, de situation variable, sont spiralés, les autres rayés-scalariformes.

Quand les stèles sont aplaties tangentiellement et que par suite leur section est elliptique, le bois offre l'aspect d'une bande (fig. 1332, *b*), correspondant au grand axe de l'ellipse sur la section transversale ; le liber est alors moins développé sur les bords de la bande ligneuse que sur ses deux faces.

Course des stèles. — La *course longitudinale des stèles* des Fougères est complexe (fig. 1329 et 1334).

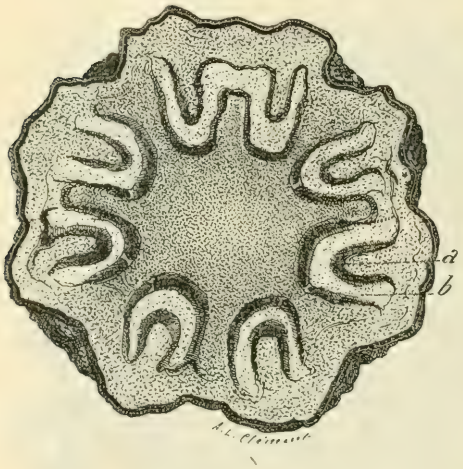


Fig. 1333.

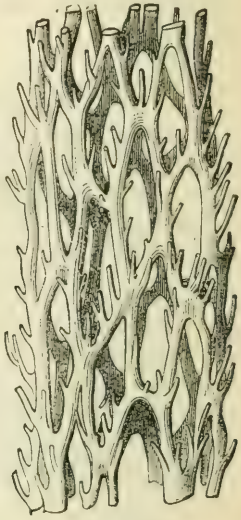


Fig. 1334.

Fig. 1333. — Coupe transversale d'une tige de Cyathée (*Cyathea albifrons*), Fougère arborescente. — *a*, en noir, sclérenchyme ; *b*, stèles caulinaires dans le parenchyme fondamental sclérifié, renfermant de très nombreuses petites stèles foliaires (grand. nat.).

Fig. 1334. — Système libéroligneux de la tige du Polystic Fougère-mâle (*Polystichum Filix-mas*). — On voit le réseau des stèles de la tige, et, partant des bords des mailles, les stèles foliaires, ainsi que les faisceaux libéroligneux des racines latérales.

De nombreuses anastomoses unissent les stèles latéralement en un *réseau*, dont les mailles ovoïdes correspondent d'ordinaire aux feuilles ; c'est du reste des bords de ces mailles ou *ouvertures foliaires* que partent les stèles, généralement très nombreuses, destinées aux frondes (fig. 1334), ainsi que les faisceaux libéroligneux des racines (fig. 1330, *b*).

Comme les *stèles foliaires* séjournent fréquemment dans l'écorce et s'y anastomosent avant de se rendre aux feuilles, auxquelles elles sont destinées, il en résulte que la section transversale de la tige montre, indépendamment des *stèles caulinaires*, la trace des stèles foliaires. C'est ainsi que, dans la Ptéride (fig. 1328, I), le cercle extérieur de stèles (*d*) comprend uniquement des stèles foliaires, issues plus bas des deux ou trois stèles caulinaires intérieures (*a*).

Dans les Fougères arborescentes (Cyathée, fig. 1333), les stèles foliaires sont extrêmement nombreuses, et les cicatrices qu'elles laissent sur la tige, après la chute des feuilles, se répartissent en trois groupes (fig. 1338) : un groupe inférieur ou dorsal (*c*), en manière d'arc, avec deux séries rentrantes de stèles (*ba*), dont le nombre augmente avec l'âge ; puis deux groupes supérieurs ou ventraux (*g*), avec stèles rentrantes (*h*, *d*), et symétriquement disposés par rapport au plan médian du système précédent.

Pour étudier la course si complexe de ces stèles, il est nécessaire de les isoler du parenchyme fondamental. A cet effet, on fait bouillir les tiges dans l'acide chlorhydrique étendu d'eau ; puis on les malaxe dans la main pour détacher les parenchymes amollis, et on lave les stèles, seules restantes, à l'eau ; ou bien, on dissèque directement sous le microscope des tiges qui ont séjourné dans l'alcool.

3° Feuille. — La feuille des Fougères (fig. 1344) est limitée par un *épiderme*, fréquemment pourvu de corps chlorophyl-

Fig. 1335. — Coupe transversale du limbe d'une feuille d'Asplénium (*Asplenium myriophyllum*). — *a*, *c*, les deux assises vertes, sans stomates ; *b*, méats. La lumière a reporté les chloroleucites vers l'intérieur (Poirault).

liens, parfois cependant incolore. Les stomates sont, tantôt libres sur la face externe de la cellule épidermique dont ils

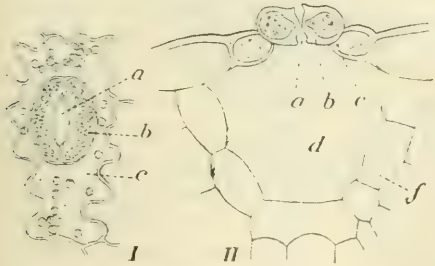


Fig. 1336 et 1337.

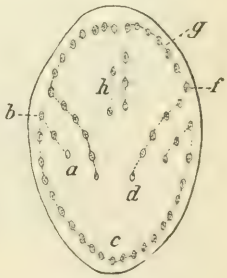


Fig. 1338.

Fig. 1336 et 1337. — I, *b*, stomate d'*Aneimia fraxinifolia* (Fougère), vu d'en haut ; *a*, ostiole ; *c*, cellule mère avec chloroleucites (gr. : 200). — II, coupe transversale du même stomate ; *d*, chambre sous-stomatique ; *f*, parenchyme vert (gr. : 300) (Strasburger).

Fig. 1338. — Trace du système de stèles d'une feuille d'Alsophile (*Alsophila eriocarpa*, Cyathéacée). — *c*, arc inférieur ; *ba*, série rentrante ; *fg*, arc supérieur ; *fd*, série rentrante qui le prolonge inférieurement ; *h*, série rentrante de stèles médianes (grand. nat.) (Lachmann).

procèdent (cas général, *Aneimia*, fig. 1336), et tantôt adossés contre l'une de ses parois (*Cibotium*, fig. 230).

Le parenchyme vert ou *mésophylle* répond à deux manières d'être. Dans le cas le plus simple, ses assises, au nombre de deux ou trois seulement, sont intimement unies, sans méats intercellulaires, et alors la feuille est *dépourvue de stomates* (Hyménophyllacées) ; dans le cas ordinaire, le parenchyme, plus abondant, est creusé de méats (fig. 1344, *b*), qui communiquent avec l'ostiole des stomates. Les nervures sont fréquemment renforcées de deux bandes de cellules sclérifiées, l'une dorsale, l'autre ventrale (Adianthe).

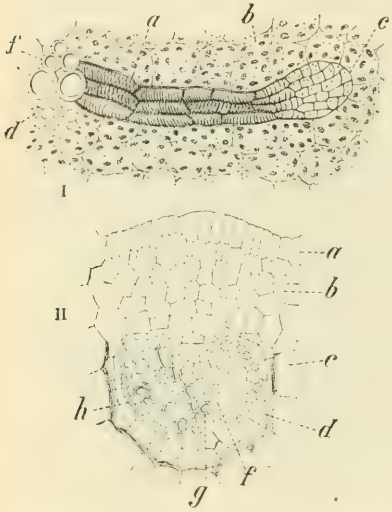


Fig. 1339. — I, *c*, terminaison en massue de la nervure *a*, détachée de *f* et représentée seulement par quelques vaisseaux ; *b*, parenchyme chlorophyllien ; *d*, faisceau libérien ; *f*, faisceau ligneux (gr. : 250). — II, coupe transversale de terminaison de stèle dans la feuille du Polypode (*P. lucidum*, Fougère) ; *a*, épiderme ; *b*, parenchyme cortical ; *c*, gaine de la stèle, épaissie intérieurement ; *d*, endoderme ; *f*, parenchyme stélique ; *g*, faisceaux ligneux ; *h*, tubes criblés du liber (gr. : 180) (Poirault).

Le parenchyme total du limbe peut se réduire, dans les feuilles très délicates de diverses espèces, à *deux assises* de cellules vertes (certains Asplénium, fig. 1335), ou même à *une seule assise*, comme dans la généralité des Hyménophyllacées.

Les Fougères de ce dernier groupe, vivant sous le couvert d'autres plantes, dans une atmosphère humide et peu éclairée, groupent toujours leurs corps chlorophylliens contre les faces superficielles de leurs cellules. Parfaitement adaptées à ce milieu spécial, elles sont incapables de résister à la moindre dessiccation, faute de cuticule, et aussi faute de cette atmosphère interne rameuse des feuilles ordinaires, que l'occlusion des stomates permet à ces dernières de conserver humide, ce qui empêche la dessiccation des corps chlorophylliens.

Les *stèles* de la feuille (fig. 1344, *g*), issues, comme il a été dit plus haut, du réseau stélique de la tige, se terminent, tantôt sous l'épiderme supérieur, contre lequel elles se relèvent en se dilatant plus ou moins, tantôt dans l'épaisseur même du

parenchyme. Dans ce dernier cas (fig. 1339, II), elles offrent à leur terminaison, sous l'anneau endodermique dédoublé (*d*), à la fois des cellules vasculaires spiralées (*g*) et de courtes cellules criblées (*h*), c'est-à-dire les formes simples des éléments correspondants des stèles normales.

Origine de la structure primaire des Fougères. — Cette origine a été précédemment étudiée (p. 244, 289 et 333).

Quant aux *formations secondaires*, elles *manquent* (p. 336).

3. — Reproduction et développement des Fougères. — Chez les Cryptogames vasculaires en général, et

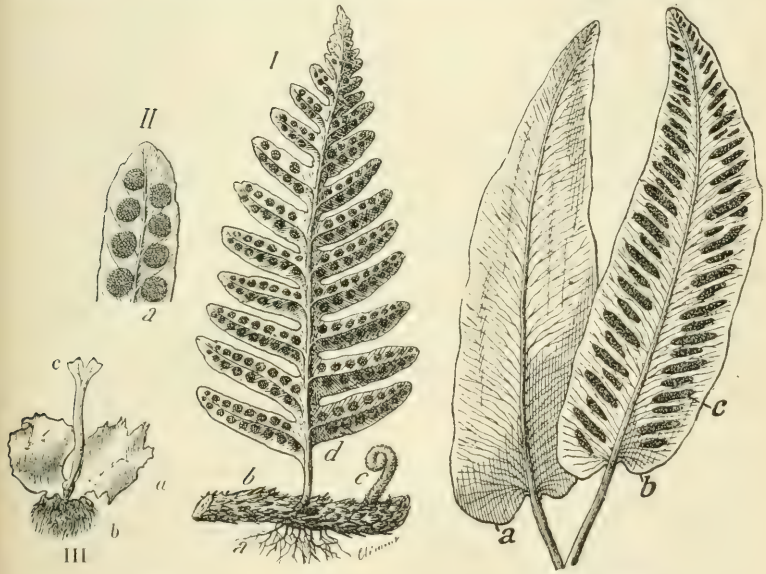


Fig. 1340 à 1342. Fig. 1343.

Fig. 1340 à 1342. — I, Polypode (*P. vulgare*) (Fougère, 0m,20), pl. adulte ; *a*, racines ; *b*, rhizome ; *c*, jeune feuille ; *d*, feuille ou *fronde* avec diodanges. — II, foliole isolée (face inférieure) ; *a*, sores (groupes de diodanges). — III, *a*, prothalle (organisme sexué, issu d'une diode) ; *b*, rhizoïdes ; *c*, première feuille de la jeune plante diodogène, issue de l'œuf.

Fig. 1343. — Feuille de Scolopendre (*Scolopendrium officinale*). — *a*, face sup. ; *b*, face inf., portant des sores en forme de bandes transversales (0m,30).

en particulier chez les Fougères, ce n'est pas le corps végétatif adulte, comme chez les Phanérogames, qui porte les œufs.

La Fougère adulte se borne à dissocier et à émettre dans le milieu ambiant des cellules neutres, les *diodes*, sortes de bou-

tures unicellulaires, qui, en germant, produisent chacune un petit être transitoire indépendant, le *prothalle*, ordinairement en forme de lame verte (fig. 1340, III, *a*), et ce sont ensuite les prothalles qui engendrent les gamètes et par suite les œufs, germes de nouveaux corps végétatifs adultes, en un mot, de nouvelles Fougères (III, *c*).

On voit déjà, d'après cela, que les diodes des Cryptogames vasculaires servent simplement d'intermédiaires entre les prothalles ou *tronçons sexués*, en lesquels elles se développent, et le *tronçon végétatif*, communément nommé plante adulte, qui les a engendrées.

Par là, les diodes, c'est-à-dire les *spores de passage*, diffèrent essentiellement des spores proprement dites des Thallophytes, qui, elles, produisent, plus ou moins directement il est vrai (p. 1158), de nouvelles plantes semblables à celles dont elles procèdent, mais sans intercalation de gamètes.

On a déjà fait remarquer plus haut que *les diodes existent aussi chez les Phanérogames*. Le cycle du développement se trouve donc être fondamentalement le même dans tout le vaste ensemble des plantes vasculaires, et il n'y a, sous ce rapport, entre les divers groupes, que des différences purement quantitatives (p. 1064).

Considérons successivement, chez les Fougères : 1° la formation des diodes; 2° leur germination en tronçon sexué ou prothalle, et la formation des œufs ; 3° le développement des œufs en plantes nouvelles.

1° Formation des diodes. — Les diodes des Fougères ou *spores de passage* naissent à la face inférieure des feuilles (fig. 1340, II, *a*), dans de petits sacs aplatis ou *diodanges* (fig. 1346), à contour arrondi ou ovale, et rattachés à la feuille par un pédicule plus ou moins allongé.

Les diodanges sont groupés d'ordinaire sur les nervures en petits amas très apparents (fig. 1343, *c*), roux ou noirâtres, bien distincts les uns des autres et nommés *sores ;* dans la Ptéride ou Fougère-Aigle, ils sont localisés au bord même des folioles, qu'ils garnissent entièrement.

Les sores sont, tantôt *nus*, comme dans le Polypode (fig. 1340, II), où ils comprennent chacun une centaine environ de diodanges; tantôt *indusiés*, c'est-à-dire protégés par un repli de la feuille ou *indusie*, qui les couvre plus ou moins complètement.

L'indusie résulte le plus souvent d'un simple développement local de l'épiderme. Dans la Fougère-mâle, elle offre l'aspect d'une lame cordiforme (fig. 1344, *dh* et 1345), rattachée laté-

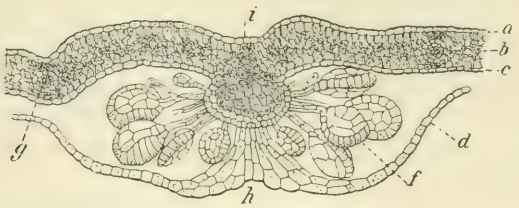


Fig. 1344. — Coupe transversale d'une feuille de Polystic Fougère-mâle, passant par un sore. — *a*, *c*, épiderme supérieur et inférieur; *b*, parenchyme vert lacuneux; *d*, *h*, indusie; *f*, diodanges; *i*, nervure, avec bande sclérifiée; *g*, stèle secondaire.

ralement par un court pédicule à l'épiderme dont il procède : elle masque entièrement les sores (fig. 1320). Dans la Scolopendre (fig. 1343), où les sores se présentent en bandes transversales parallèles, le long des nervures, l'indusie consiste en un repli peu marqué, bordant le sore de chaque côté et couvrant simplement les diodanges bruns les plus voisins.

Dans la Ptéride, c'est le bord même des folioles qui se reploie en dessous, pour protéger les très nombreux diodanges, tous marginaux dans cette plante : c'est alors une *fausse indusie*.

Structure et déhiscence des diodanges. — A la maturité, le diodange se trouve réduit à une simple assise de cellules, formant paroi, et aux diodes incluses.

La file cellulaire, qui, à partir du pédicule, longe le bord et fait le tour du diodange (fig. 1348, *t* et 1349, *b*), se distingue par l'épaississement et la lignification de ses membranes, et par la taille plus grande de ses cellules. L'épaississement, surtout marqué sur la paroi interne, va en diminuant sur les parois latérales et affecte par conséquent, de profil, la forme d'un fer à cheval; quant à la paroi extérieure, elle reste relativement mince. On donne le nom d'*anneau* à l'arc cellulaire saillant ainsi différencié : dans nos Fougères indigènes (Polypodiacées), il ne fait pas le tour entier du diodange (fig. 1346), mais s'arrête, d'un côté, à petite distance du pédicule; chez les Cyathéacées, l'anneau, un peu oblique, est complet.

C'est grâce à l'anneau que se produit la *déhiscence* du diodange, par un mécanisme tout à fait comparable à celui qui

provoque l'ouverture des anthères (p. 854). Pendant la dessiccation du diodange au cours de la maturation, la paroi externe des cellules de l'anneau, plus mince et moins lignifiée, se contracte davantage que la paroi interne très épaissie; de ce raccourcissement inégal résulte une traction, qui tend à redresser l'anneau et qui bientôt provoque la déchirure du diodange (fig. 1346), à l'endroit même où commence l'anneau.

D'ordinaire l'*anneau* est *longitudinal*, et conséquemment la *déchirure* de déhiscence *transversale* (Fougère-mâle); il peut

Fig. 1345.

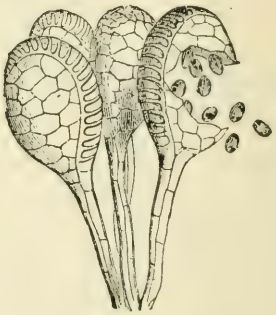


Fig. 1346.

Fig. 1345. — Foliole de Polystic (*Polystichum Filix-mas*), montrant l'indusie cordiforme qui couvre les sores.

Fig. 1346. — Diodanges pédicellés de Polystic Fougère-mâle, dont un en déhiscence; on voit l'anneau.

être aussi transversal, auquel cas la rupture s'opère longitudinalement (Gleichénie). Dans certaines Fougères, l'anneau est réduit à un simple petit groupe de cellules épaissies, placé par exemple sur le côté, comme dans l'Osmonde.

Développement du diodange. — Le diodange procède uniquement d'un développement local de l'*épiderme* de la feuille. A cet effet, une cellule épidermique, allongée en papille, se divise en deux par une cloison transversale, séparant ainsi la cellule mère du diodange et la cellule mère du pédicule (fig. 1347, *a*, *b*). La cellule mère du diodange, se cloisonnant au fur et à mesure qu'elle s'allonge (*d*, *f*), constitue successivement quatre cellules périphériques (*g*), première ébauche de la paroi, qui enveloppent une cellule centrale, en forme de tétraèdre à faces courbes (*h*) : c'est là la *cellule mère primordiale des diodes*.

Par des cloisonnements ultérieurs, les uns radiaires, les autres tangentiels, les quatre cellules périphériques constituent bientôt la paroi définitive du diodange : les éléments de cette paroi sont disposés sur chaque face en deux ou trois assises; mais l'assise externe subsiste seule dans le diodange mûr, les autres se résorbant (comme aussi dans l'anthère, qui

n'est proprement qu'un microdiodange, p. 846), pour assurer la maturation des diodes incluses.

Pendant ce temps, la cellule mère primordiale des diodes produit, par une série de cloisonnements, un petit massif de seize *cellules mères définitives* (*o*), dans chacune desquelles s'isolent quatre *cellules filles*, qui ne sont autres que les *diodes* : les tétrades se constituent de la même manière que les grains de pollen ou microdiodes des Dicotylédones (p. 848), c'est-à-dire qu'après deux bipartitions successives du noyau, des cloisons cellulosiques se différencient simultanément entre les quatre noyaux formés.

La gélification de la lame moyenne des membranes des cellules mères et des cellules filles, suivie de la résorption des produits gélifiés, y com-

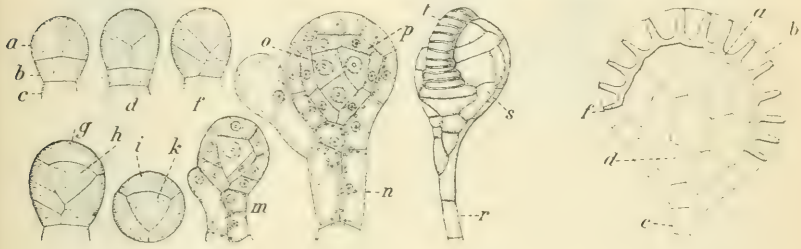


Fig. 1347. Fig. 1348. Fig. 1349.

Fig. 1347. — Développement des diodanges du Polystic Fougère-mâle (*Polystichum Filix-mas*). — *a*, cellule mère du diodange, déjà subdivisée; *b*, cellule mère du pied; *c*, cellule épidermique : *d*, *f*, stades suivants; *g*, paroi; *h*, cellule mère primordiale des diodes; *i*, *k*, même état, en coupe transv.; *m*, la cellule mère s'est divisée en deux autres; *n*, pied et cellule latérale stérile; *o*, cellules mères définitives des diodes; *p*, assise intérieure de la paroi, issue de *o*, et qui sera résorbée (Müller).

Fig. 1348. — Diodange mûr d'Asplénium (*Asplenium trichomanes*), vu de profil. — *t*, anneau; *s*, paroi; *r*, pied (Müller).

Fig. 1349. — Diodange de Polystic (*Polystichum Filix-mas*), de face. — *b*, anneau; *a*, épaississements en fer à cheval; *c*, pied; *d*, paroi du diodange; *f*, point où se produira la déchirure (Leclerc du Sablon).

pris ceux provenant de la liquéfaction des assises sous-épidermiques de la paroi, et aussi de l'assise (*p*), issue de la cellule mère des diodes, aboutit à l'isolement de ces dernières. Les diodes offrent à la maturité une double membrane, l'extérieure cutinisée (*exine*), l'intérieure cellulosique (*intine*), abritant un corps protoplasmique dense et un noyau.

On voit qu'il y a de grandes analogies entre le développement des diodes des Fougères et celui des grains de pollen des Phanérogames; on comparera ultérieurement ces deux formations homologues d'une façon plus complète, mais en prenant pour base les Cryptogames vasculaires hétérodiodées, c'est-à-dire celles qui sont pourvues, comme les Phanérogames, de deux sortes de diodes (diodes *mâles* et diodes *femelles*) et non simplement d'une seule sorte (diodes *hermaphrodites*), comme les Fougères (p. 1065).

2° Germination des diodes ; formation de l'œuf. — En germant sur le sol, après une période de repos, qui peut être

assez longue pour les Fougères de nos pays (Polypodiacées), les diodes produisent une petite lame verte, cordiforme ou réniforme, d'environ un demi-centimètre de longueur, le *prothalle*, fixé à la terre par des poils absorbants ou rhizoïdes incolores (fig. 1350). C'est là le *tronçon sexué* du corps.

Fig. 1350.

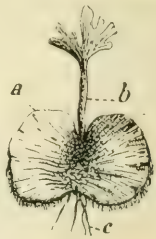


Fig. 1351.

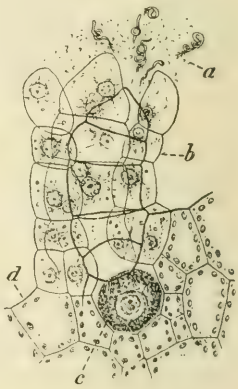


Fig. 1352.

Fig. 1350. — Prothalle de Ptéride aquiline (*Pteris aquilina*). — *a*, membrane cutinisée de la diode; *b*, rhizoïdes; *c*, anthéridies (gr. : 20) (Wigand).

Fig. 1351. — Fougère totale. — *a*, prothalle; *b*, première fronde issue de l'œuf; *c*, premières racines (gr. : 4).

Fig. 1352. — Archégone mûr de Ptéride (*Pteris serrulata*). — *a*, anthérozoïdes dans la gouttelette mucilagineuse; *b*, paroi du col; *c*, oosphère; *d*, prothalle avec corps chlorophylliens (gr. : 280) (Strasburger).

Le prothalle se présente d'abord, dans les Polypodiacées, sous forme d'un simple filament vert, cloisonné transversalement, à membrane cellulosique, provenant de l'allongement de l'intine de la diode; l'exine cutinisée, elle, reste en place (*a*). Après quoi, le cloisonnement de la cellule terminale du filament donne lieu à la lame prothallienne définitive.

Le prothalle (fig. 1351, *a*) consiste en une simple assise de cellules, sauf en arrière de l'échancrure, dans la région saillante, nommée *coussinet*, où plusieurs assises sont superposées. Ce petit organisme transitoire mène une vie indépendante, grâce à ses filaments absorbants, qui l'alimentent en sels terrestres, et à ses corps chlorophylliens (fig. 1354), qui assurent l'assimilation de ces sels, solidairement avec l'anhydride carbonique, qu'ils puisent dans l'air.

1° *Anthéridies et archégones.* — Toute l'activité du prothalle tend à la *production des gamètes* ou cellules sexuelles, et par suite à la formation des œufs.

A la face inférieure humide de chaque prothalle apparaissent en effet deux sortes de formations, légèrement proéminentes (fig. 1350, *c*) : les unes, ovoïdes, localisées d'ordinaire le long du bord et nommées *anthéridies*, donnent naissance aux *anthérozoïdes*, gamètes mâles ciliés, mobiles (fig. 1354); les autres, en forme de bouteille (fig. 1352), situées en petit nombre en arrière de l'échancrure sur le coussinet, et nommées *archégones*, produisent chacune au fond de leur col une *oosphère*, gamète femelle fixe, composé d'une simple masse de protoplasme (*c*) et d'un noyau, en un mot, d'une cellule nue.

Les archégones peuvent ne pas se constituer, lorsque les conditions ambiantes sont défavorables ; c'est alors directement *par bourgeonnement* local du prothalle asexué que s'organise le tronçon végétatif diodogène ou nouvelle Fougère, et la diode devient par là même comparable à une *vraie spore* de Thallophyte, qui engendre directement le corps adulte.

Développement de l'anthéridie. — Anthéridies et archégones procèdent, comme les diodanges, d'une seule cellule de l'assise superficielle, ce que l'on peut appeler l'épiderme du prothalle.

Pour former l'*anthéridie*, la cellule prothallienne, allongée en papille, détache par une cloison transversale la cellule mère de l'anthéridie (fig. 1353, *a*) ; une nouvelle cloison en forme de dôme sépare ensuite l'ébauche de la paroi (*d*) et, au centre, la *cellule mère des anthérozoïdes* (*f*).

Cette cellule, par des cloisonnements longitudinaux et transverses, se découpe en un massif de cellules beaucoup plus petites (*g*, *h*), à peu près cubiques, qui chacune se différencient en un anthérozoïde, de la manière suivante. Le noyau (fig. 1355, *b*), toujours très développé, gagne la paroi (*c*), s'y incurve (*d*) et prend petit à petit la forme d'un tire-bouchon à deux ou trois tours (*i*), renflé d'un côté, étiré en pointe de l'autre ; le protoplasme qui l'enveloppe se divise en filaments très ténus (*f*, *k*), qui lus tard, dans l'eau, s'étalent en tous sens autour de la portion effilée

de l'hélice nucléaire, lui constituant une touffe de *cils vibratiles* (*k*). Les cils sont insérés sur une bandelette d'*origine cytoplasmique* (fig. 1388, *a* ; voir p. 1056), et non directement sur le corps nucléaire. En même temps, les membranes des cellules entrent en gélification.

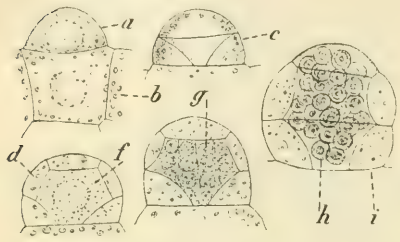


Fig. 1353.

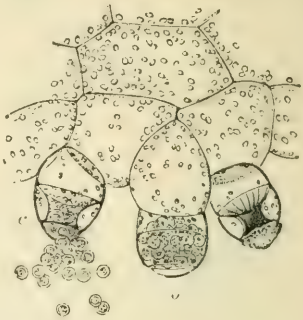


Fig. 1354.

Fig. 1353. — Développement de l'anthéridie de la Ptéride (*Pteris serrulata*) — *a*, cellule mère; *b*, épiderme vert du prothalle; *c*, ébauche de la paroi de l'anthéridie (vue du dehors); *d*, paroi; *f*, cellule mère primordiale des anthérozoïdes; *g*, cellules mères définitives; *h*, anthérozoïdes libres, encore enroulés en spirale; *i*, paroi (gr. : 280) (Strasburger).

Fig. 1354. — Bord d'un prothalle de Fougère, montrant le parenchyme vert et trois anthéridies. — *c*, sortie des anthérozoïdes, encore enroulés en spirale ; *b*, anthéridie mûr ; *a*, vide.

Déhiscence des anthéridies. — La déhiscence des anthéridies résulte, comme celle des fruits charnus (p. 1015), de la pression de turgescence créée par une absorption d'eau : cette absorption est activée par les principes mucilagineux, à fort pouvoir osmotique, qui proviennent de la gélification des

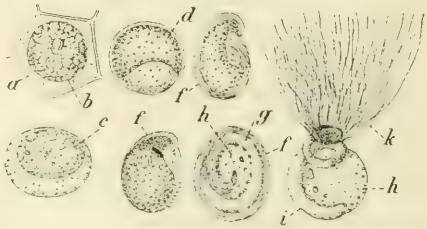


Fig. 1355. — Formation des anthérozoïdes de l'Angioptéride (*Angiopteris evecta*, Filicinée). — *a*, membrane de la cellule mère de l'anthérozoïde ; *b*, son noyau, à deux nucléoles ; *c*, noyau rapproché de la paroi ; *d*, le même arqué ; *ff*, cils vibratiles autour du noyau, face et profil ; *g*, corps spiralé, nucléaire, de l'anthérozoïde ; *f*, cils ; *h*, partie inerte du corps protoplasmique avec granules d'amidon ; *i*, corps définitif de l'anthérozoïde, traînant temporairement avec lui la vésicule *h* ; *k*, cils épanouis (gr. : 1050) (Guignard).

membranes intérieures, et dans lesquels sont noyés les anthérozoïdes. Quand la turgescence atteint une certaine limite, la

cellule de couvercle de l'anthéridie (fig. 1354, *b*), se dissocie et le contenu entier s'échappe dans l'eau ambiante (*c*).

Le mucilage se dissolvant dans l'eau, les anthérozoïdes sont bientôt isolés (fig. 1355, *i*); leur *corps*, d'origine essentiellement nucléaire, conserve sa forme de tire-bouchon; leurs *cils*, de nature protoplasmique, doués de motilité, s'étalent en tous sens et assurent la progression du gamète, par un mouvement de rotation, en même temps que de translation le long de l'axe, semblable à celui d'un tire-bouchon (p. 722).

La portion élargie du corps traîne pendant quelque temps après elle une vésicule (fig. 1355, *h*), dans laquelle on distingue parfois encore quelques granules amylacés; elle représente le résidu inerte du corps protoplasmique de la cellule mère et ne tarde pas à se détacher.

Développement de l'archégone. — Pour engendrer l'*archégone*, la cellule superficielle du coussinet prothallien fait hernie au dehors et se subdivise en trois autres (fig. 1356, I).

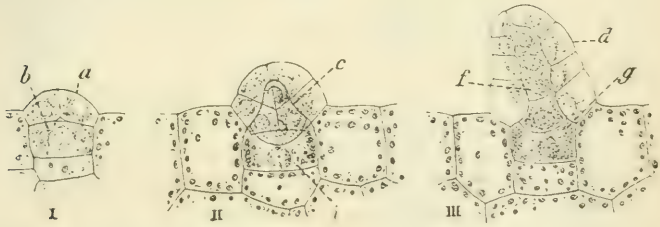


Fig. 1356 à 1358. — Développement de l'archégone des Fougères. — I, Cératoptéride (*Ceratopteris thalictroides*) : *a*, cellules mères du col; *b*, cellule mère de l'oosphère. — II, Ptéride (*Pteris serrulata*) : *c*, cellule de canal; *i*, oosphère. — III, Cératoptéride : *d*, paroi de l'archégone presque mûr; *f*, cellules de canal, en voie de gélification : *g*, oosphère (gr. : 280) (Strasburger).

La cellule terminale (*a*) donne naissance au *col* de l'archégone (III, *d*), formé de quatre files longitudinales de cellules, d'abord intimement unies suivant l'axe du col. La cellule moyenne (*b*) se subdivise en deux autres, dont l'inférieure (II, *i*) constitue en définitive l'*oosphère*, cellule sphérique, tandis que l'autre (*c*), dite *cellule de canal*, s'insinue dans l'axe du col, en écartant les quatre rangées de cellules qui le composent, puis gélifie sa membrane (III, *f*), ainsi que son contenu : de là résulte la formation d'un canal, qui ne tarde pas à s'ouvrir au sommet, par suite de l'absorption d'eau, provoquée par la masse mucilagineuse incluse (fig. 1352). Ce mucilage s'épanche alors un peu au dehors de l'orifice, en manière de gouttelette. Quant à la cellule inférieure, elle se détruit.

2° *Formation de l'œuf.* — Lorsque le col de l'archégone s'est ainsi ouvert, les anthérozoïdes (fig. 1352, *a*) qui se meuvent à l'entour, attirés sans doute par les courants auxquels donne

lieu l'action endosmotique du mucilage sur l'eau ambiante, ne tardent pas à prendre contact avec la gouttelette et à y pénétrer entièrement ; après quoi, l'un d'entre eux, se vissant en quelque sorte dans le col, arrive jusqu'à l'oosphère, au protoplasme de laquelle il accède librement, puisque la portion libre de la membrane cellulosique de l'oosphère, au fond du col, s'est gélifiée. Il s'opère alors une fusion des éléments homologues des gamètes, savoir, les cils vibratiles avec le protoplasme de l'oosphère, et le corps spiralé de l'anthérozoïde avec le noyau. La cellule résultante n'est autre que *l'œuf ;* elle s'entoure aussitôt d'une membrane de cellulose.

3° Développement de l'œuf en tronçon diodogène ou plante adulte. — Une fois formé, l'œuf se développe en une nouvelle Fougère végétative, sans passer préalablement par une période de vie latente.

A cet effet, il se divise d'abord par deux cloisons successives en quatre quartiers (fig. 1443). Des deux quartiers supérieurs, l'un donne naissance à un massif cellulaire, le *pied*, sorte de suçoir, qui reste en contact intime avec le tissu vert du prothalle, dans lequel il s'enfonce, et sert temporairement d'intermédiaire nourricier entre ce dernier et la jeune plantule ; l'autre forme la *tige*, qui reste d'ordinaire souterraine. Quant aux deux quartiers inférieurs, l'un engendre la première *feuille* (fig. 1351, *b*), l'autre la première *racine* (*c*).

Pendant quelque temps, la jeune Fougère, déjà apparente, vit en parasite aux dépens du prothalle, grâce au pied, comme l'embryon d'une graine vit aux dépens de l'albumen, qui l'accompagne, par l'intermédiaire des cotylédons ; à ce moment, et alors seulement, on a affaire à la *Fougère totale*, dans laquelle le tronçon sexué se trouve au déclin, tandis que le tronçon diodogène, qui lui fait suite, est à son début. Après quoi, le prothalle, ayant achevé son rôle, se flétrit, et la jeune plante diodogène, de beaucoup prédominante quantitativement dans la Fougère totale, poursuit librement son développement.

II. — OPHIOGLOSSÉES

Cette famille de Filicinées, beaucoup plus restreinte que la précédente, renferme deux genres principaux : l'*Ophioglosse* (*Ophioglossum vulgatum*) (fig. 1359) et le *Botryche* (*Botrychium lunaria*), tous deux représentés dans nos régions.

1° **Conformation.** — Le *rhizome* court et vertical de ces Cryptogames vasculaires (fig. 1359, *a*) ne donne ordinairement qu'une seule feuille aérienne chaque année, et cette feuille se différencie en *deux lobes*, l'un spécialement diodo-

Fig. 1359.

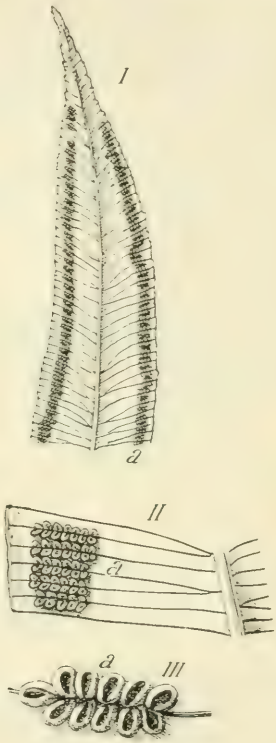


Fig. 1360 à 1362.

Fig. 1359. — Ophioglosse commune (*Ophioglossum vulgatum*). — *a*, rhizome et racines latérales ; *b*, pétiole de la feuille unique ; *c*, limbe végétatif ; *d*, lobe fertile, diodogène, de la feuille (réduit d'un tiers). — *f*, double rangée de diodanges, avec fente de déhiscence.

Fig. 1360 à 1362. — I, moitié d'une foliole d'Angioptéride (*Angiopteris erecta*). *a*, sores sur la face inférieure (grand. nat.). — II, partie de cette foliole ; *a*, sores linéaires à 8-12 diodanges. — III, un sore grossi, avec les fentes de déhiscence des diodanges (*a*).

gène (*d*), l'autre simplement végétatif (*c*) ; les entrenœuds sont très rapprochés. Les racines, latérales et grêles, sont *dichotomes ;* elles manquent de poils absorbants.

Les *diodanges* de l'Ophioglosse, au lieu d'être portés, comme ceux des Fougères, par la face inférieure des feuilles, sont

disposés dans le lobe fertile en deux rangées longitudinales (fig. 1359, *f*) et restent complètement enfouis dans le parenchyme ambiant ; leur déhiscence s'effectue par une fente transversale.

Dans le genre Botryche, le lobe fertile, au lieu d'être simple comme le précédent, se ramifie latéralement, à la manière du limbe végétatif, en une double rangée de lobes secondaires, et ce sont ces ramifications seules qui produisent les diodanges, disposés d'ailleurs comme dans l'Ophioglosse.

2° **Structure.** — *a*) *Racine.* — Dans la généralité des espèces du genre Ophioglosse, la racine est binaire ou ternaire.

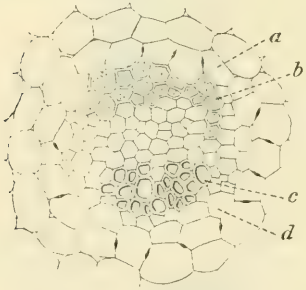


Fig. 1363.

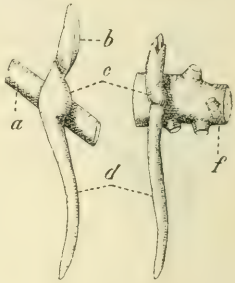


Fig. 1364.

Fig. 1363. — Section transversale de la racine d'Ophioglosse (Cryptog. vasc.). — *a*, endoderme ; *b*, faisceau libérien unique ; *c*, bande ligneuse diamétrale, ici refoulée contre le péricycle (*d*) (Van Tieghem).

Fig. 1364. — *a*, fragment de racine et *f*, fragment de tige d'Ophioglosse, portant des bourgeons *c* ; *d*, première feuille (Poirault).

Par exception, l'Ophioglosse commune (*Ophioglossum vulgatum*), et d'autres encore, n'offrent dans leur cylindre central *qu'un unique faisceau libérien* (fig. 1363, *b*), et la bande ligneuse (*c*), au lieu d'être diamétrale, comme chez les Fougères, se trouve appliquée contre le péricycle, à la place normalement occupée par le second faisceau libérien ; dès lors, la racine n'est plus symétrique que par rapport à un plan. Certaines racines de ces Ophioglosses présentent cependant, à côté d'autres qui offrent les caractères précédents, la structure binaire normale ; mais, dans ce cas, le doublement du faisceau libérien est simplement l'indice d'une prochaine dichotomie. Chaque branche de la dichotomie emporte, en effet, la moitié de la structure, et les deux nouvelles racines se retrouvent par suite incomplètes et bilatérales.

Les racines des Ophioglosses sont *gemmipares* : les bourgeons y naissent normalement tout près du sommet (p. 256). Il suffit, pour en voir apparaître sur le corps de la racine, d'abandonner à l'humidité, ou dans l'eau fréquemment renouvelée, de petits tronçons de ces racines (fig. 1364, *a*).

b) *Tige.* — La tige de l'Ophioglosse (fig. 1359, *a*), courte et entièrement souterraine, est *monostélique* dans toute la partie située au-dessous de la trace foliaire la plus inférieure. La stèle comprend un péricycle, une zone libérienne circulaire et un cordon vasculaire central, sans moelle.

Plus haut, ce cylindre central se fragmente en quatre cordons, qui représentent ici, non des stèles entières comme chez les Fougères, mais de simples faisceaux libéroligneux, entourés chacun, il est vrai, d'un endoderme et d'un péricycle propres : la structure est alors devenue *schizostélique* (comme chez les Prêles, p. 1052), et, en outre, *schizostélique dialyméristèle*, puisque les méristèles restent séparées.

III. — MARATTIACÉES

Principaux caractères. — Les Marattiacées sont des Filicinées des régions chaudes, représentées par un petit nombre de genres, notamment la Marattie (*Marattia cicutæfolia*) et l'Angioptéride (*Angiopteris evecta*).

La tige, courte et renflée, émet au sortir du sol une touffe de frondes pennées, qui, dans l'Angioptéride, atteignent deux et trois mètres; la structure de la tige est polystélique.

Sores. — Les diodanges se constituent ici, comme chez les Fougères, à la face inférieure des feuilles.

Dans l'Angioptéride, les sores, dépourvus d'indusie, sont placés parallèlement, sur les nervures de la région marginale des folioles (fig. 1360); ils consistent chacun en une double rangée de diodanges (III, *a*), qui s'ouvrent par une fente.

Le prothalle, issu des diodes, est vert, cordiforme et monoïque; sa côte médiane saillante comprend un assez grand nombre d'assises de cellules. Les anthéridies n'y apparaissent qu'au bout de cinq mois à un an; quant aux anthérozoïdes, ils sont spiralés et pourvus d'une touffe de cils vibratiles (fig. 1355, *i*), comme ceux des Fougères.

IV. — HYDROPTÉRIDÉES

Principaux genres. — Les Hydroptéridées comprennent les quatre genres aquatiques suivants : la *Salvinie* (fig. 1365), l'*Azolle* (fig. 1372), la *Pilulaire* (fig. 1368) et la *Marsilie* (fig. 1370). Le plus répandu est le genre Azolle, originaire d'Amérique, qui se multiplie si rapidement qu'il forme de véritables tapis à la surface de nos eaux stagnantes.

Les Hydroptéridées sont hétérodiodées. — Ces plantes se distinguent des Cryptogames vasculaires précédentes par la production de *deux sortes de diodes*, incluses chacune dans

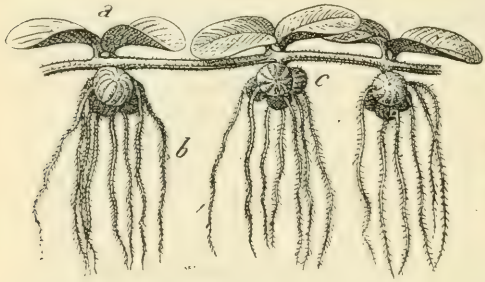


Fig. 1365.

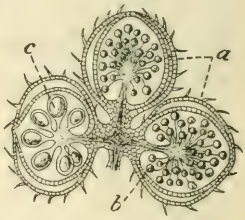


Fig. 1366.

Fig. 1365. — Fragment de tige flottante de Salvinie (*Salvinia natans*, Cryptogame vasculaire). — *a*, feuilles flottantes, à limbe ovale; *b*, feuille submergée, absorbante, réduite à un faisceau de nervures allongées; *c*, diodocarpes, renfermant des microdiodanges et des macrodiodanges.

Fig. 1366. — Groupe de trois diodocarpes de la Salvinie nageante. — *a*, paroi (indusie), creusée de lacunes longitudinales en correspondance avec les côtes du diodocarpe; *b*, groupe de microdiodanges; *c*, groupe de macrodiodanges à une seule macrodiode (gr. : 4) (Sachs).

des diodanges spéciaux, savoir (fig. 1366) : les *microdiodanges* (*b*), qui produisent généralement un assez grand nombre de tétrades de *microdiodes*, et les *macrodiodanges*, qui ne donnent qu'*une seule* et grosse *macrodiode* (*c*), ou plus exactement, une tétrade, dont trois cellules se résorbent avant la maturité.

En d'autres termes, les Hydroptéridées (ainsi du reste que les genres Sélaginelle et Isoète, parmi les Lycopodinées, p. 1061) sont *hétérodiodées*, et non plus *isodiodées*, comme les autres Cryptogames vasculaires.

1° Conformation des diodocarpes. — Les diodanges sont

renfermés par groupes dans une sorte d'indusie close, arrondie ou ovoïde, rappelant un fruit (fig. 1367), d'où le nom de *diodocarpe*, qui a été donné à l'ensemble. Diodanges et diodocarpes représentent, comme à l'ordinaire, des dépendances des feuilles.

Fig. 1367. — Diodocarpe de Salvinie isolé. — *a*, involucre. Les côtes saillantes correspondent aux canaux aérifères intérieurs de la paroi ou indusie.

1° *Salvinie*. — Dans la Salvinie nageante (*Salvinia natans*), plante flottante, dépourvue de racines, les diodocarpes (fig. 1365, *c*) sont groupés à la base de la feuille submergée de chaque verticille, qui est trimère. Cette feuille, réduite à une touffe de nervures par atrophie du parenchyme, tient lieu de racine pour l'absorption des sucs nourriciers (p. 312). Elle offre d'ailleurs l'aspect d'une racine; mais sa structure bilatérale montre qu'on a affaire à une feuille. De là le nom, impropre on le voit, de *Rhizocarpées*, donné quelquefois aux Hydroptéridées.

Outre la feuille absorbante, la tige porte à chaque nœud

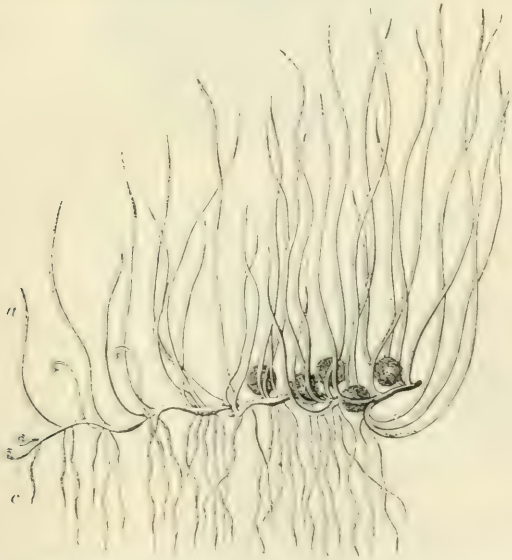


Fig. 1368. — Pilulaire à globules (*Pilularia globulifera*). — *a*, feuilles linéaires, portant à leur base des diodocarpes velus; *b*, rhizome; *c*, racines latérales (un peu réduit).

deux feuilles flottantes normales (*a*), assimilatrices, pourvues d'un limbe vert ovale, bien développé.

Les diodocarpes de la Salvinie (fig. 1366) renferment, les uns (*a*), un groupe de microdiodanges, c'est-à-dire un *sore mâle ;* les autres (*c*), un nombre moindre de macrodiodanges, c'est-à-dire un *sore femelle*.

2° *Pilulaire*. — Dans la Pilulaire à globules (*Pilularia globulifera*), plante des terrains marécageux, les diodocarpes (fig. 1368), couverts d'un feutrage de poils bruns, sont insérés à la base même des feuilles, contre le rhizome ; les feuilles (*a*) de cette plante sont très effilées et sans ramifications, réduites en quelque sorte au pétiole.

La Pilulaire diffère de la Salvinie en ce que ses diodocarpes contiennent quatre sores (fig. 1369, *b*), insérés sur des

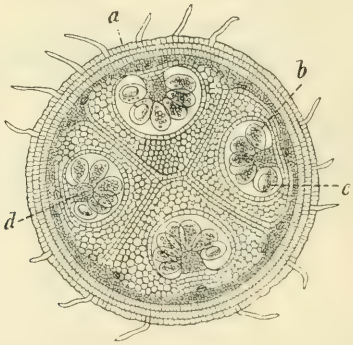


Fig. 1369. — Coupe transversale du diodocarpe de la Pilulaire (*Pilularia globulifera*). — *a*, paroi, avec poils protecteurs ; *b*, microdiodanges ; *c*, macrodiodange ; *d*, émergence placentaire qui les supporte (Sachs).

sortes de placentas pariétaux (*d*) de l'indusie ; en face de ces derniers, la paroi présente un cordon vasculaire. De plus, chaque *sore* est ici *mixte*, c'est-à-dire pourvu à la fois de microdiodanges et de macrodiodanges. Chaque microdiodange (*b*) produit 32 microdiodes (8 tétrades), et chaque macrodiodange en définitive une seule et grosse macrodiode (*c*).

3° *Marsilie*. — La Marsilie (*Marsilia quadrifolia ; M. diffusa*) vit, comme la Pilulaire, dans les lieux humides.

Le rhizome étroit (fig. 1370) porte des feuilles longuement pétiolées, terminées par deux paires de folioles croisées, rappelant l'Oxalide, mais à nervures en éventail, et douées aussi de mouvements spontanés et nyctitropiques.

Vers la base des pétioles sont insérés les diodocarpes (*b*),

ordinairement pédonculés ; ils renferment chacun des microdiodanges et des macrodiodanges.

4° *Azolle.* — Enfin le genre Azolle (*Azolla caroliniana*), originaire de l'Amérique septentrionale, aujourd'hui fréquent dans nos régions à la surface des eaux tranquilles et dans les

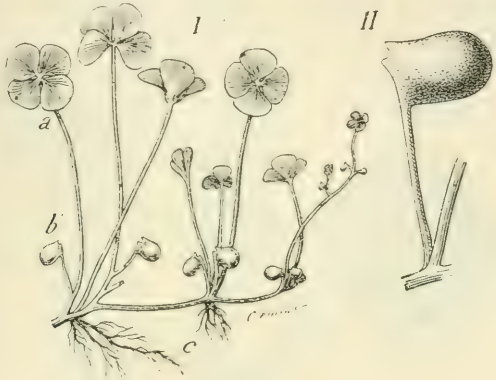


Fig. 1370 et 1371. — I, Marsilie (*Marsilia diffusa*). — *a*, feuilles quadrifoliolées, insérées sur le rhizome ; *b*, diodocarpes pédicellés, nés de la feuille ; *c*, racines. — II, diodocarpe grossi et base du pétiole correspondant (Trabut).

fossés marécageux, offre une tige flottante grêle (fig. 1372), couverte de nombreuses petites feuilles serrées, à la base

Fig. 1372. — Azolle (Hydroptéridée). — *a*, diodocarpes ; *b*, racines latérales ; *c*, tige feuillée flottante (grand. nat.).

desquelles on voit, çà et là, de petits diodocarpes blancs sphériques, submergés (*a*), d'environ 2 millimètres de diamètre.

Les diodocarpes sont les uns mâles, les autres femelles, comme dans la Salvinie ; pareillement, chaque macrodiodange ne renferme à la maturité qu'une seule et grosse macrodiode, tandis que les microdiodanges produisent de nombreuses tétrades de microdiodes.

2° **Germination des diodes.** — Les diodanges sont mis en liberté, soit par une déhiscence du diodocarpe, comme dans la Pilulaire, où le fruit s'ouvre en quatre valves, soit par simple décomposition de la paroi, comme dans la Salvinie.

Les diodes germent ensuite à l'intérieur même de leurs diodanges (fig. 1373) ; leur accroissement est très limité.

En germant, les microdiodes (fig. 1373, I) ne développent

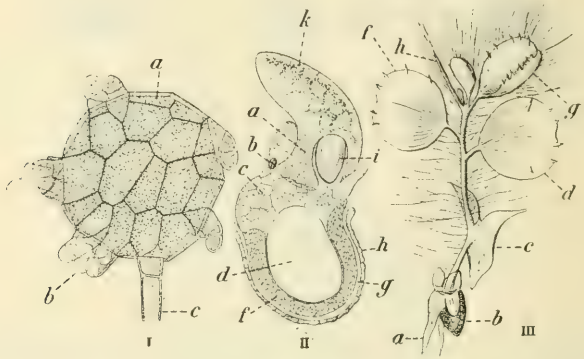


Fig. 1373 à 1375. — Germination des diodes de la Salvinie (*Salvinia natans*). — I, *a*, paroi du microdiodange, dans lequel germent les microdiodes ; *b*, anthéridie ouvert, vide d'anthérozoïdes, terminant un prothalle court ; d'autres anthéridies, plus jeunes, sont encore clos ; *c*, pédicelle. — II, coupe d'une macrodiode en germination ; *a*, pied ; *i*, bourgeon terminal ; *k*, écusson, organe bilobé près *i*, qui se retourne (III, *c*), pendant le redressement du bourgeon ; *b*, orifice oblitéré d'un archégone ; *c*, prothalle vert ou endosperme ; *d*, cavité ; *h*, paroi du macrodiodange ; *g*, *f*, exodiode, limitée autour de *d* par l'endodiode plus mince. — III, *a*, prolongements descendants du prothalle ; *b*, paroi de la macrodiode ; *c*, écusson ; *d*, *f*, les deux premières feuilles alternes (*feuilles primordiales*) ; *h*, feuille filamenteuse du premier verticille, et *g*, les deux feuilles normales de ce verticille (Pringsheim).

en effet qu'un *prothalle rudimentaire*, qui perce la paroi du diodange, et différencie aussitôt à son extrémité un anthéridie (*b*), pourvu d'un petit nombre d'anthérozoïdes spiralés.

Les macrodiodes donnent un *petit prothalle vert* (II, *c*), qui fait à peine saillie hors de la paroi du macrodiodange (*h*) et des membranes propres de l'unique macrodiode (*f*) ; ce prothalle surmonte une large cavité (*d*), qui occupe le fond de la macrodiode. A sa périphérie se différencient un ou un petit nombre d'archégones (*b*). L'oosphère de l'archégone est ensuite fécondée, comme chez les Fougères, par un anthérozoïde.

3° **Développement de l'œuf.** — Au moment de la germina-

tion, l'œuf des Hydroptéridées se divise en quatre segments, par deux bipartitions croisées.

Deux de ces segments constituent le pied ou suçoir (fig. 1373, II, *a*), qui se développe ensuite hors du prothalle nourricier (III, *a*), en manière de courte tige (III, entre *a* et *c*).

Des deux autres segments, le plus élevé donne une première feuille de forme spéciale, bilobée, l'*écusson* (II, *k* et III, *c*), et l'inférieur, la tige (II, *i*), qui produit d'abord deux feuilles isolées ou *feuilles primordiales* (III, *d*, *f*), et ensuite seulement le premier verticille normal à trois feuilles (*g*, *h*), dont une laciniée.

CHAPITRE II

ÉQUISÉTINÉES

1° Conformation. — Les Équisétinées sont réduites actuellement au seul genre Prêle (*Equisetum*).

Les Prêles (fig. 1376) offrent un *rhizome horizontal* rameux, pourvu de bourgeons. Ceux-ci se développent en pousses aériennes, qui dépassent rarement un mètre ; le sommet n'offre qu'une seule cellule initiale (fig. 1378). Les *racines latérales*, que portent ces pousses à leur base (fig. 1376, *c*), y naissent de très bonne heure, c'est-à-dire dans le bourgeon même, et il s'en forme ordinairement plusieurs par bourgeon : ce sont des *racines latérales gemmaires* (p. 225).

La *tige aérienne*, cannelée longitudinalement, porte à chaque nœud, d'ailleurs très court, un *verticille de feuilles* (fig. 1376 et 1377, *a*), ordinairement peu développées, et concrescentes latéralement en collerette : leurs pointes seules restent libres.

Ces feuilles alternent avec les sillons longitudinaux et sont en même nombre qu'eux ; elles sont uninerves. Leur nombre dans chaque verticille varie avec les espèces : il est de 4 seulement dans la Prêle des bois (*Equisetum sylvaticum*) ; de 8 dans la Prêle des champs (*Equisetum arvense*), espèce très commune au bord des eaux ; de 20 à 30 dans la Prêle élevée (*Equisetum maximum*).

Le genre Prêle (*Equisetum*), seul descendant des Équisétinées houillères, végète dans les endroits marécageux, dans les eaux stagnantes, etc.

Une faible traction longitudinale de la tige suffit à séparer les entre-nœuds successifs ; ils sont creusés chacun d'une large lacune, provenant de la destruction du parenchyme central de l'organe. Les nœuds, au contraire, sont traversés par un *diaphragme* transverse, qui sépare les unes des autres les lacunes des entre-nœuds adjacents.

Ramification. — Aux nœuds se développent des *verticilles*

de rameaux, plus ou moins allongés selon les espèces, de même conformation que la tige principale, et qui, à leur

Fig. 1376.

Fig. 1377.

Fig. 1376. — Pied végétatif de la Prêle des champs (*Equisetum arvense*). — *a*, collerettes de feuilles du rhizome; *b*, tige aérienne, avec collerettes (*a*) et rameaux verticillés (0m,50).

Fig. 1377. — Pied fertile de la même espèce. — *a*, collerettes très développées; *b*, épi diodogène (grand. nat.).

tour, peuvent produire des rameaux secondaires. Cette ramification, souvent fort touffue, et ramassée contre la tige principale, donne à la plante un port particulier, qui a précisément fait désigner les Prêles du nom vulgaire de *Queue de Cheval* (*Equisetum*). Par exception, la Prêle d'hiver (*E. hiemale*) conserve ses tiges simples.

Les *bourgeons*, d'où procèdent les rameaux aériens, se constituent sur la tige superficiellement, à l'aisselle de la gaine foliaire, mais *en alternance avec les feuilles*. Toutefois, par suite de l'union de la gaine avec la tige, dans la région située immédiatement au-dessus des bourgeons, ceux-ci se trouvent inclus dans une petite cavité close, qu'ils doivent traverser pour arriver au dehors : les rameaux semblent ainsi insérés au-dessous de la gaine, alors qu'en réalité ils prennent bien naissance, selon la règle, à son aisselle.

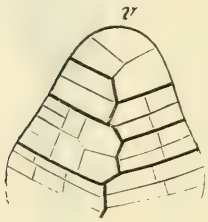


Fig. 1378.

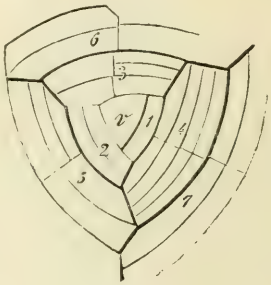


Fig. 1379.

Fig. 1378. — Coupe longit. du sommet de la tige d'une Prêle (*Equisetum arvense*). — *v*, cellule mère tétraédrique. Les traits de force indiquent les segments successivement détachés de la cellule pyramidale; les traits fins indiquent les cloisonnements ultérieurs de ces segments de méristème.

Fig. 1379. — Sommet de la même tige, supposé vu d'en haut. — *v*, cellule mère; *1-7*, segments successifs, limités par des traits de force, et cloisonnements ultérieurs de ces segments (traits fins) (gr. : 200).

Les Prêles sont remarquables par la grande *silicification* de l'épiderme de leur tige (p. 33) ; cette minéralisation les fait employer parfois pour le polissage du bois ou des métaux.

2° **Structure.** — *a*) *Racine.* — La racine des Prêles est binaire et caractérisée par l'*absence de péricycle* et par le *dédoublement* tangentiel corrélatif de l'*endoderme*. L'assise intérieure de ce dernier est rhizogène suivant le mode *diplostique* (p. 249), c'est-à-dire que les radicelles se forment à droite et à gauche des deux faisceaux ligneux.

La racine des Fougères, au contraire, renferme un péricycle, et les radicelles y sont par exception isostiques, bien qu'il n'y ait que deux faisceaux ligneux.

Les unes comme les autres croissent d'ailleurs par une seule cellule mère tétraédrique (p. 244).

b) *Tige.* — La tige est essentiellement *schizostélique* (fig. 1380, I), c'est-à-dire que ses divers faisceaux libéroligneux, unis en un cylindre central ou stèle unique à la base du membre, sont isolés dans le parenchyme fondamental du reste de la tige et pourvus chacun d'un endoderme propre (*b*).

Ces faisceaux (fig. 1380, II), entourés chacun d'un péri-

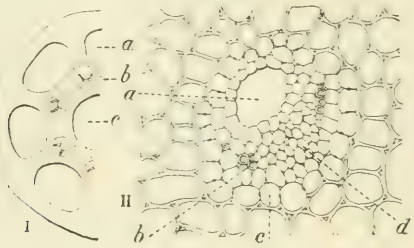


Fig. 1380 et 1381. — I, coupe transversale du rhizome schizostélique de la Prêle des grèves (*Equisetum littorale*) : *a*, lacunes corticales ; *c*, lacune centrale ; *b*, endoderme entourant chaque faisceau (gr. : 20). — II, faisceau grossi ; *a*, lacune intérieure, correspondant aux côtes de la tige ; *b*, fascicules de bois ; *c*, endoderme ; *d*, liber (gr. : 125) (Pfitzer).

desme, se composent d'un faisceau libérien extérieur (*d*), d'un faisceau ligneux intérieur en forme de V (*b* et I), embrassant le liber, et creusé intérieurement d'une lacune (II, *a*). Ils cheminent en correspondance avec les côtes de la tige ; et comme ces dernières alternent d'un entre-nœud à l'autre, le raccord des cercles successifs et alternes de faisceaux s'établit par une bifurcation de chaque faisceau libéroligneux au niveau des nœuds. L'ensemble formé par le faisceau et son péridesme constitue un secteur de stèle ou *méristèle* (p. 317).

L'écorce est sclérifiée dans toute sa zone interne, mais sur une plus grande épaisseur au niveau des côtes ; tout le long des sillons, c'est au contraire le parenchyme chlorophyllien, de forme palissadique, qui acquiert son plus grand développement.

Faute de feuilles bien développées, c'est à ce parenchyme qu'incombe, chez les Prêles, presque tout le travail de l'assimilation chlorophyllienne.

Outre la lacune centrale, très large, de la tige et celle des faisceaux libéroligneux, il existe encore un *cercle de lacunes corticales* (fig. 1380, I, *a*), situées en dedans du parenchyme vert, et en correspondance avec les sillons.

Cette structure schizostélique typique, à méristèles bien

distinctes, comparable, parmi les Dicotylédones, à celle des Nymphéacées et de certaines Renoncules (p. 286), est particulièrement nette dans la Prêle des bourbiers (*E. limosum*).

Elle comporte plusieurs modifications, spécialement celle

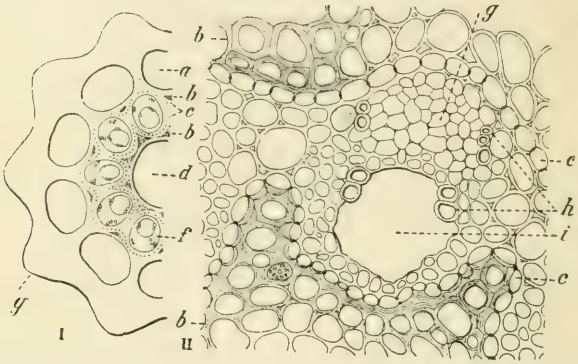


Fig. 1382 et 1383. — I, coupe transversale de la tige souterraine de la Prêle des bois (*Equisetum sylvaticum*) ; *a*, lacunes corticales ; *b*, *b*, arcs de sclérenchyme, externes et internes ; *c*, double endoderme ; *d*, lacune centrale ; *f*, faisceaux libéroligneux (gr. : 20). — II, un faisceau grossi ; *b*, *b*, arcs de sclérenchyme ; *c*, *c*, endodermes ; *i*, lacune du faisceau ; *h*, fascicules de bois ; *g*, liber (gr. : 125) (Pfitzer).

qui résulte de l'union latérale des méristèles en un *anneau continu*, avec *double endoderme* (fig. 1382).

Modifications de la structure schizostélique. — Dans la Prêle d'hiver (*E. hiemale*), par exemple, tandis que le rhizome offre la structure schizostélique, les faisceaux de la tige aérienne sont au contraire rapprochés en couronne, et cette dernière est bordée extérieurement et intérieurement d'un endoderme et d'un péridesme continus (fig. 1382, *c*).

Le parenchyme inclus dans la couronne libéroligneuse simule alors une moelle, et il semble, au premier abord, qu'on ait affaire à une tige monostélique ; mais la présence de *deux endodermes*, et aussi la comparaison de cette structure avec la précédente, typiquement schizostélique, ne permettent pas de s'arrêter à cette interprétation.

Il est vrai que, dans certaines espèces, comme la Prêle des marais (*E. palustre*), par suite d'arrêt de développement, l'endoderme interne ne se différencie pas, c'est-à-dire manque de cadres subérifiés (fig. 1384) : dans ce cas, si l'on ne tient pas compte de la structure des autres Prêles, on peut être amené à conclure à la monostélie.

Dans la Prêle des champs (*E. arvense*), la Prêle des bois (*E. sylvaticum*), etc., l'union latérale des méristèles se produit aussi bien dans le rhizome que dans la tige aérienne.

Pour caractériser ces différences, on nomme tiges *schizostéliques dialyméristèles*, celles dont les méristèles sont entièrement isolées et pour-

vues chacune d'un endoderme propre (Prêle des bourbiers), et tiges *schizostéliques gamoméristèles*, celles où il y a union latérale des méris-

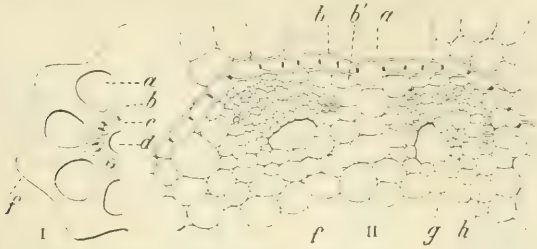


Fig. 1384 et 1385. — I, coupe transversale de la tige de la Prêle des marais (*Equisetum palustre*); *a*, lacunes corticales; *b*, endoderme général simple; *c*, faisceaux libéroligneux; *d*, lacune centrale (gr. : 20). — II, coupe grossie de deux faisceaux; *a*, lacune corticale; *b*, endoderme; *b'*, péricycle; *f*, lacune du faisceau, en correspondance avec une côte de la tige; *g*, liber; *h*, bois, comprenant plusieurs fascicules (Pfitzer).

tèles, en couronne, avec, typiquement, deux endodermes généraux (Prêle d'hiver).

3° Reproduction et développement. — Chez les Prêles, les diodanges naissent dans les verticilles foliaires, qui terminent supérieurement la tige, restée simple à ce niveau (fig. 1377).

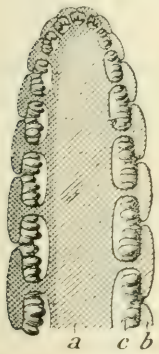


Fig. 1386. — Coupe longitudinale d'un épi fructifère de Prêle. — *a*, axe; *b*, limbe pelté des feuilles fertiles; *c*, groupes de diodanges (gr. : 3).

A cet effet, au lieu de revêtir la forme ordinaire, les feuilles diodogènes se constituent à l'état d'*écailles peltées* (fig. 1386, *b*), rattachées au nœud par un *court pédicule*, qui part du centre même de l'écaille : elles offrent, en un mot, la forme de clous. Chaque écaille porte à sa face inférieure un groupe de diodanges blanchâtres (*c*), une dizaine par exemple, d'environ un demi-millimètre de longueur.

Les verticilles successifs d'écailles fertiles alternent régulièrement entre eux, comme les verticilles végétatifs. Les écailles sont hexagonales, par suite des pressions qu'elles exercent les unes sur les autres au cours de leur croissance ; à la maturité, par suite de la dessiccation, elles se séparent les unes des autres et laissent alors voir directement leurs diodanges.

L'ensemble de ces verticilles de feuilles diodogènes constitue, avec la portion de tige qui les porte, l'*épi fructifère* des

Prêles. Tantôt cet épi se constitue au sommet des tiges végétatives (Prêle des bois) ; tantôt, au contraire, ce sont des tiges spéciales qui sont fertiles et qui se flétrissent après l'émission des diodes (Prêle des champs, fig. 1377).

Dans ce dernier cas, les pieds fructifères se distinguent des pieds purement végétatifs par l'absence de ramifications, par leur taille moindre et aussi par leur teinte différente. Ainsi, dans la Prêle des champs, les pieds fertiles ne dépassent guère $0^m,30$, au lieu de $0^m,50$ ou $0^m,60$ comme les pieds végétatifs, et leur teinte est rousse ; ils apparaissent seuls en avril, les autres en été.

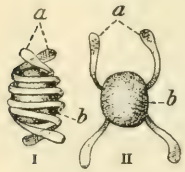


Fig. 1387. — Diodes de Prêle (*Equisetum limosum*). — I, mûre ; II, pendant la déhiscence du diodange ; *a*, exine divisée en rubans, déroulés à droite par la dessiccation ; *b*, intine.

A la maturité, les diodes, toutes semblables en apparence, mais pourtant différenciées intimement, comme on va le voir d'après leur germination, s'échappent des diodanges par une fente longitudinale ; les écailles sont alors nettement séparées les unes des autres, surtout vers la base de l'épi, par suite du rétrécissement qu'elles ont éprouvé en mûrissant, et aussi par l'effet du court allongement des entre-nœuds.

La *membrane* des diodes comprend trois couches concentriques (fig. 1387). Par suite de la dessiccation qui se produit au moment de leur émission, la membrane externe s'étale en quatre bandelettes (*a*), disposées en croix : avant la maturité, les bandelettes sont au contraire enroulées en spirale autour de la seconde membrane, et leur séparation s'effectue à la faveur de la gélification de la lame mince de membrane, qui les unit les unes aux autres dans la diode intacte.

Quand les bandelettes sont étalées (II), il suffit du retour de l'humidité, pour provoquer leur reploiement autour de la diode (I), assez brusquement parfois pour la soulever : sur la terre humide, ces mouvements hygrométriques ont pour effet de faire mieux adhérer les diodes aux corps avoisinants.

Germination des diodes. — En germant, les diodes donnent naissance à des prothalles lobés, qui offrent cette particularité qu'au lieu d'être *monoïques*, comme ceux des autres Cryptogames vasculaires isodiodées (Fougères, Ophioglossées, Lycopodes), ils sont *dioïques*.

Les uns, en effet, ne produisent que des anthéridies, d'où sortent des anthérozoïdes spiralés, pourvus d'une touffe de cils vibratiles (fig. 1389, *3*) : ce sont les *prothalles mâles*. Les autres, beaucoup plus développés et longs d'environ un centimètre, ne portent au contraire que des archégones : ce sont les *prothalles femelles*.

On voit qu'ici, à cause même de la diœcie des tronçons sexués, les anthérozoïdes doivent passer d'un prothalle à un autre, en rampant sur le sol humide, pour arriver à s'unir à l'oosphère, et la formation des œufs n'a quelque chance de se

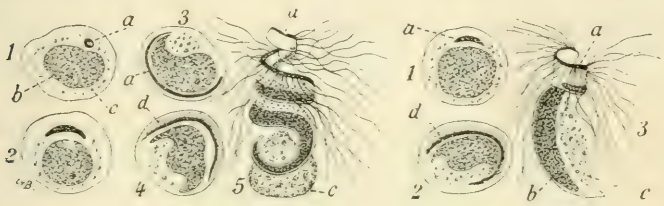


Fig. 1388. Fig. 1389.

Fig. 1388. — *1*, cellule mère d'anthérozoïde de Gymnogramme (*Gymnogramma sulphurea*, Fougère) ; *a*, corpuscule centrosomique ; *b*, noyau ; *c*, protoplasme ; *2*, *3*, le corpuscule s'étire en filament ; *4*, le noyau s'incurve et les cils apparaissent sur le filament centrosomique ; *5*, anthérozoïde mûr, traînant la vésicule inerte (*c*), reste de la cellule mère (gr. : 700) (Belayeff).

Fig. 1389. — *1*, cellule mère d'un anthérozoïde de Prêle (*Equisetum arvense*) ; *a*, centrosome ; *2*, *id.*, allongé, montrant le début des cils (*d*), et posé sur le noyau arqué ; *3*, anthérozoïde mûr ; *b*, corps nucléaire ; *c*, partie inerte ; *a*, bande centrosomique et cils (Belayeff).

réaliser que si les prothalles mâles et femelles se trouvent suffisamment rapprochés.

Aussitôt constitué, l'œuf se développe en une nouvelle plante adulte, c'est-à-dire en un tronçon diodogène, comme chez les Fougères.

Développement des anthérozoïdes. — La formation des anthérozoïdes des Prêles (fig. 1389) a lieu à la manière indiquée plus haut pour les Fougères (fig. 1388) et pour l'Angioptéride (fig. 1355).

On a constaté ici, de plus, que toute la partie antérieure effilée du corps spiralé de l'anthérozoïde, celle qui porte les cils vibratiles (fig. 1389, *3*, *a*), au lieu d'être de nature nucléaire, comme le reste du corps (*b*), est de nature cytoplasmique (protoplasmique) (*1*, *a*) ; il en est de même, d'ailleurs, chez les Fougères (Gymnogramme, fig. 1388, *a*).

A proximité du noyau, toujours volumineux, des cellules mères jeunes existe, en effet, un corpuscule unique (fig. 1389, *1*, *a*), qui rappelle le centrosome des sphères directrices (p. 16) et qui, pendant la formation de l'anthérozoïde, s'allonge petit à petit en un filament délié (*2*), dont

les propriétés chromatiques sont distinctes de celles de la portion nucléaire du corps. Or, c'est sur ce filament centrosomique que prennent naissance (*2*, *d*) et que restent insérés (*3*, *a*) les cils vibratiles.

Quelque chose de tout à fait analogue a été observé pour les anthérozoïdes du Ginkgo et du Cycas (p. 906).

Pareillement encore, dans les anthérozoïdes des Characées (fig. 829), des Fucacées (fig. 830), etc., la portion du corps qui porte les deux cils est de nature cytoplasmique.

CHAPITRE III

LYCOPODINÉES

Principaux genres. — Les Lycopodinées comprennent les trois genres actuels : *Lycopode* avec quatre espèces (fig. 1390), *Sélaginelle* (fig. 1393), et *Isoète*. Le premier, type des *Lycopodiacées*, est *isodiodé* ; la Sélaginelle et l'Isoète, qui forment le groupe des *Sélaginellées*, représentent, au contraire, avec les Hydroptéridées, précédemment étudiées, le groupe des Cryptogames vasculaires *hétérodiodées*.

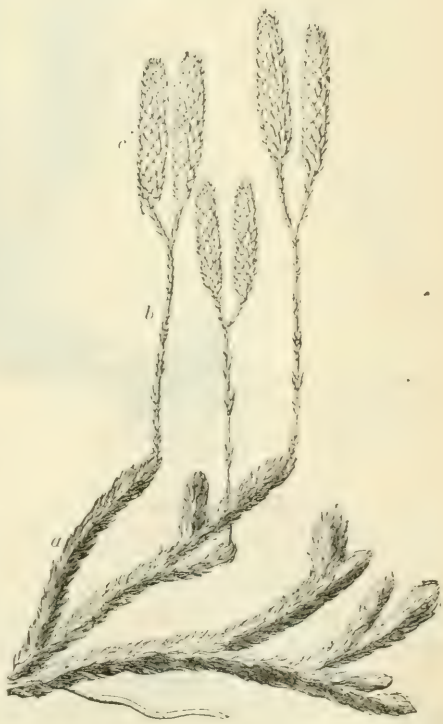


Fig. 1390. — Lycopode en massue (*Lycopodium clavatum*). — *a*, tige feuillée végétative ; *b*, tige fructifère, à feuilles petites et espacées ; *c*, épis diodogènes (grand. nat.).

1° Lycopode. — *a*, *Conformation.* — La *tige* des Lycopodes (fig. 1390, *a*) est couverte de petites feuilles sessiles uninerves, allongées, et parfois aristées, comme dans le Lycopode en massue (*Lycopodium clavatum*). Dans le Lycopode aplati (*Lycopodium complanatum*), il y a quatre rangées longitudinales de feuilles opposées.

Tantôt la tige rampe sur le sol en se ramifiant, auquel

cas elle peut atteindre de 60 à 80 centimètres de longueur, comme dans le Lycopode en massue (*L. clavatum*) ; tantôt elle est dressée, et porte ses rameaux rapprochés en touffe, comme dans le Lycopode Sélage (*L. Selago*), qui ne dépasse pas 20 centimètres (fig. 1391). Les rameaux naissent toujours à proximité du sommet de la tige et simulent des dichotomies.

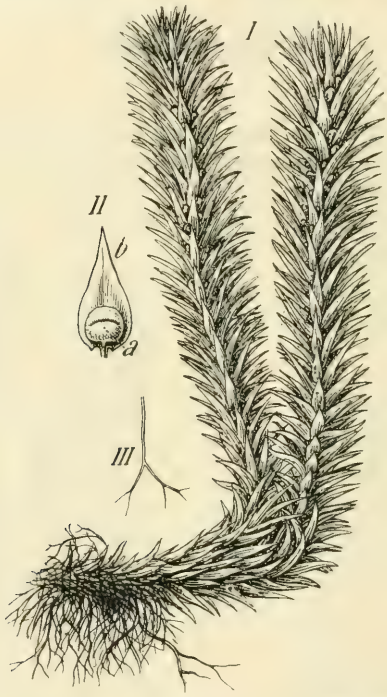


Fig. 1391. — I, Lycopode Sélage (*Lycopodium Selago*), avec ses racines latérales dichotomes, et montrant ses diodanges (grand. nat.). — II, feuille fertile, avec son diodange (*a*), ouvert. — III, racine dichotome.

Dans le Lycopode inondé (*L. inundatum*), espèce des terrains humides, le rhizome émet simplement dans l'air des rameaux feuillés simples, qui peuvent être tous fertiles.

La *racine* des Lycopodes est *dichotomique* (fig. 1391, III), et les dichotomies successives s'effectuent régulièrement dans des plans perpendiculaires.

b) *Structure.* — Tandis que la tige des Lycopodes s'accroît au sommet, selon la règle, par une seule cellule mère, la *racine* en présente *un groupe*, comme celle des Phanérogames.

Le cylindre central de la racine est binaire à partir d'une

certaine dichotomie : les branches des dichotomies ultérieures entraînent alors régulièrement la moitié de la bande ligneuse diamétrale et la moitié de chacun des faisceaux libériens. Toutefois, l'un des faisceaux libériens avorte fréquemment, comme dans l'Ophioglosse.

La *tige* des Lycopodes diffère de celle des Fougères et des Prêles, en ce qu'elle est *monostélique ;* mais les faisceaux vasculaires y présentent un arrangement particulier.

Les faisceaux ligneux, unis deux à deux du côté de l'axe, forment un certain nombre de bandes transversales parallèles, dans lesquelles les vaisseaux les plus étroits et aussi les premiers formés occupent les bords, et les plus grands le centre, comme dans la bande vasculaire unique des stèles de certaines Fougères (fig. 1332, *b*). Entre ces bandes ligneuses s'intercalent les faisceaux libériens, pareillement unis en bandes ; mais celles-ci ne contournent pas les bandes ligneuses. Le tout est enveloppé d'un péricycle plurisérié, auquel fait suite l'endoderme.

La structure, on le voit, est *périxyle*, c'est-à-dire que le bois se différencie en direction centripète, et non *centroxyle*, suivant la règle ; par là, comme par l'alternance des faisceaux ligneux et libériens, le cylindre central de la tige des Lycopodes rappelle celui d'une racine.

Fig. 1392. — *b*, prothalle de Lycopode (*Lycopodium annotinum*) ; *a*, tige feuillée, issue de l'œuf ; *c*, premières racines dichotomes (grand. nat.)(Fankhauser).

c) *Reproduction.* — Les rameaux feuillés fertiles ou *épis diodogènes* des Lycopodes se distinguent d'ordinaire des rameaux purement végétatifs par leurs feuilles fertiles plus petites et plus serrées (fig. 1390, *c*) ; ils naissent souvent par fausse dichotomie (L. aplati). Dans le Lycopode en massue, la portion de tige sous-jacente à l'épi terminal est presque dégarnie de feuilles (fig. 1390, *b*) et, par suite, très distincte.

Par exception, dans le Lycopode Sélage, les rameaux fertiles ne se distinguent en rien des autres (fig. 1391).

Les *diodanges* (fig. 1391, II, *a*) naissent isolément à l'aisselle des feuilles fertiles ; ils sont ovoïdes, étalés transversalement, et mesurent environ un millimètre. Leur déhiscence se fait par une fente transversale.

Les diodes, de couleur jaune, qui s'en échappent à la maturité constituent la *poudre de Lycopode* des pharmacies ; elles sont *tétraédriques*.

En germant, ces diodes donnent naissance à des prothalles massifs, irrégulièrement ovoïdes (fig. 1392, *b*), et non aplatis en lame ; ces prothalles sont *monoïques*, c'est-à-dire pourvus à la fois d'anthéridies et d'archégones, comme ceux des Fougères, et contrairement à ceux des Prêles.

Les anthérozoïdes sont spiralés, mais munis de *deux cils* vibratiles seulement.

2° **Sélaginelle.** — Les Sélaginelles sont des plantes des régions tropicales humides, fréquemment cultivées en bordure dans nos serres.

a) *Conformation.* — Leur *tige* grêle (fig. 1393), oblique ou rampante, est couverte de feuilles triangulaires uninerves, terminées en pointe. La ramification est latérale ; mais chaque rameau simule, avec la portion terminale du rameau plus ancien qui lui a donné naissance, une

Fig. 1393.

Fig. 1394

Fig. 1393. — Rameau fertile de Sélaginelle. — *a*, tige avec ses quatre rangées de feuilles inégales ; *b*, épis diodogènes (grand. nat.).

Fig. 1394. — Epi reproducteur de la Sélaginelle. — *a*, feuilles ; *b*, microdiodange axillaire ; *c*, macrodiodange, avec ses quatre macrodiodes.

dichotomie. En outre, toutes les ramifications sont situées dans un même plan.

Les *feuilles*, disposées ordinairement par paires, en quatre

rangées longitudinales, sont fréquemment inégales, les deux rangées inférieures alors beaucoup plus grandes que les deux supérieures, comme dans la Sélaginelle inéqualifoliée.

La *racine* est dichotome, comme celle des Lycopodes.

b) *Structure.* — Contrairement à ce que l'on observe chez les Lycopodes, la *racine* des Sélaginelles est pourvue d'une seule cellule initiale, tétraédrique, comme celle des Filicinées et des Equisétinées. Son cylindre central, incomplet, ne renferme qu'un seul faisceau ligneux et un seul faisceau libérien : sa symétrie est donc bilatérale.

La *tige*, terminée comme à l'ordinaire par une initiale unique, est monostélique, parfois cependant polystélique.

La stèle, souvent aplatie, et limitée par un endoderme lacuneux, à cellules dissociées latéralement, comprend une bande ligneuse, dont les plus petits vaisseaux occupent les bords, et une zone libérienne enveloppante, comme chez les Fougères (fig. 1332) ; elle correspond donc à l'une seulement des bandes libéroligneuses de la stèle des Lycopodes.

c) *Reproduction.* — Les épis diodogènes des Sélaginelles, (fig. 1393, *b*) portent quatre rangées de feuilles serrées, plus petites que les feuilles végétatives ; ils sont *hétérodiodés*. Les feuilles de ces épis produisent chacune sur leur face supérieure, dans le voisinage de l'aisselle, un diodange unique déhiscent (fig. 1394), et qui est, soit un microdiodange (*b*), soit un macrodiodange (*c*).

Les *macrodiodanges* ne se développent d'ordinaire que sur les feuilles inférieures, et ils ne renferment à la maturité que quatre *macrodiodes*, relativement grosses, et à membrane externe brune fortement cutinisée.

Les *microdiodanges* sont nombreux, et chacun d'eux engendre un nombre assez considérable de tétrades de *microdiodes*, beaucoup plus petites que les macrodiodes.

Germination des diodes. — 1° La germination de la microdiode s'opère, sans qu'il y ait rupture de l'enveloppe, de la manière suivante (fig. 1395, *C*, *D*).

Une première cloison divise la cellule en deux autres, dont la plus petite (*a*) représente le prothalle mâle définitif, qui est par conséquent rudimentaire, et l'autre la cellule mère de l'anthéridie (*c*). Cette dernière se convertit bientôt, par des cloisonnements nouveaux, en un massif de petites cellules

cuboïdales, entourées d'une assise de cellules plus grandes, formant paroi. Chacune des cellules intérieures (*D*, *b*) produit ensuite un anthérozoïde à deux cils, non spiralé (*E*), rappe-

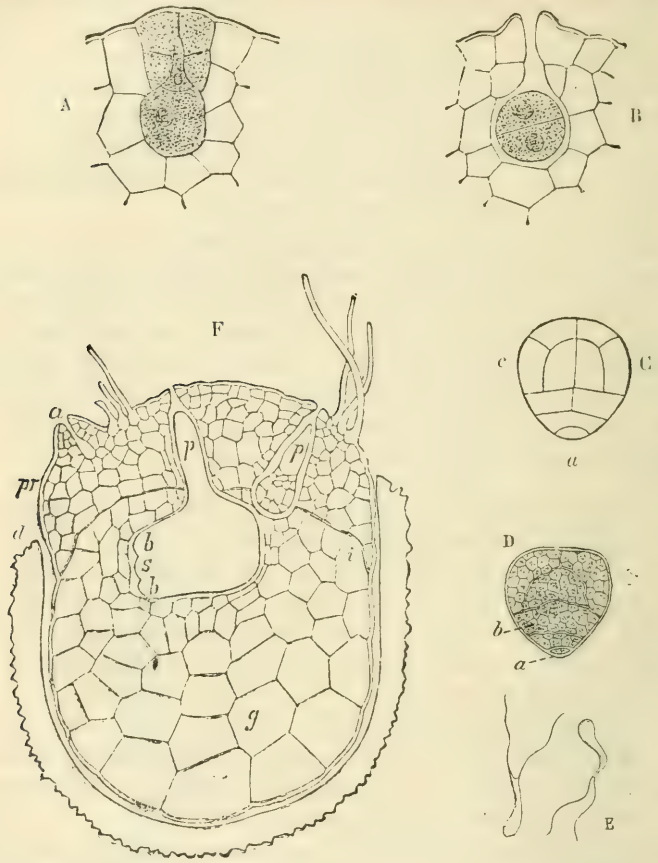


Fig. 1395 à 1398. — Reproduction de la Sélaginelle. — *A*, jeune archégone; en bas, l'oosphère, surmontée de la cellule de canal, en voie d'allongement; de chaque côté, en sombre, cellules limitantes du col. — *B*, archégone avec l'œuf divisé en deux cellules. — *C*, microdiode en germination; *a*, prothalle unicellulaire; *c*, paroi de l'anthéridie. — *D*, *a*, prothalle; *b* (par transparence au travers de la paroi), cellules mères des anthérozoïdes. — *E*, deux anthérozoïdes libres. — *F*, macrodiode à la fin de la germination; *a*, archégone; *pr*, prothalle; *d*, membrane externe cutinisée, très épaisse, de la macrodiode; *gi*, tissu nutritif, sous-jacent au prothalle; *p*, suspenseur de l'embryon; *b*, premières feuilles; *s*, tige.

lant un peu celui des Mousses, et gélifie sa membrane; après quoi, la rupture de la paroi de la microdiode, par absorption d'eau, met en liberté tout le contenu de l'anthéridie.

2° La macrodiode (fig. 1395, *F*) germe, elle aussi, sans rompre tout d'abord son épaisse membrane cutinisée.

Elle se divise, par une cloison arquée (*i*), en deux cellules : la supérieure, par des cloisonnements répétés, se remplit d'un parenchyme, qui n'est autre que le prothalle femelle (*pr*), homologue de l'*endosperme ;* et, en effet, à sa périphérie naissent des archégones (*a*, et A, *B*), mais à col inclus, comme chez les Gymnospermes, et non plus saillant, comme chez les Fougères. L'accroissement du prothalle, quoique faible, entraîne bientôt la déchirure de la membrane cutinisée brune (*d*), et ouvre ainsi l'accès aux anthérozoïdes.

La cellule inférieure se remplit, elle aussi, d'un parenchyme (*g*) ; mais le rôle de ce dernier, on va le voir, est purement nourricier.

Développement de l'œuf. — Après la fusion des gamètes, l'œuf se cloisonne transversalement en deux cellules (fig. 1395, *B*). La cellule supérieure s'allonge en un *suspenseur* (*F*, *p*), comme la cellule analogue des Phanérogames (fig. 1147, *a*) ; l'inférieure donne *l'embryon*, qui peu à peu s'enfonce dans le parenchyme nourricier sous-jacent (*F*, *g*), ainsi qu'un *pied* ou suçoir, par l'intermédiaire duquel l'embryon est alimenté pendant son premier développement.

Petit à petit, la racine, d'une part, la tige et les premières feuilles (*s*, *b*), d'autre part, se font jour au dehors, en traversant le tissu environnant.

3° Isoète. — Les Isoètes, et notamment l'Isoète lacustre (*Isoetes lacustris*), fréquent dans les lacs du Jura et des Vosges (Longemer), sont des Cryptogames vasculaires hétérodiodées, comme les Sélaginelles.

L'appareil végétatif consiste en une tige souterraine courte, renflée en manière de tubercule ovoïde, et entourée d'un faisceau de longues feuilles (20 à 30 cent.), élargies en gaine à leur base, très étroites dans le reste de leur étendue.

Les feuilles sont creusées dans toute leur longueur de quatre lacunes, divisées çà et là seulement par des diaphragmes transversaux. Les racines sont dichotomes.

Les macrodiodanges et microdiodanges naissent dans la fossette de la portion basilaire élargie des feuilles végétatives, sur la face interne, axillaire ; chaque feuille ne porte qu'une seule sorte de diodanges.

Groupement des Cryptogames vasculaires, d'après le développement. — En se fondant sur le degré de différenciation des diodes et du prothalle, on est conduit à classer les Cryptogames vasculaires de la manière suivante.

CRYPTOGAMES VASCULAIRES	**isodiodées**	prothalle monoïque . . .	*Fougères.* *Ophioglossées.* *Marattiacées.* *Lycopodiacées.*
		prothalle dioïque	*Equisétinées.*
	hétérodiodées	macro- et microdiodanges sur la même feuille . .	*Hydroptéridées.*
		macro- et microdiodanges sur des feuilles distinctes.	*Sélaginellées.*

HOMOLOGIE DES FORMATIONS SEXUELLES DES CRYPTOGAMES VASCULAIRES ET DES PHANÉROGAMES

Il convient maintenant d'étudier comparativement l'ensemble des formations sexuelles des Cryptogames vasculaires et des Phanérogames, afin de savoir si la marche du développement de ces formations, et puis celle du corps tout entier, ne conduisent pas à établir un lien de continuité entre les deux embranchements de plantes vasculaires.

Au premier abord, la présence de diodes d'une seule sorte semble attester une différence profonde entre la reproduction d'une Fougère, par exemple, et celle d'une Phanérogame : il n'en est rien.

Et en effet, la comparaison des Fougères et des autres Cryptogames vasculaires isodiodées avec les Cryptogames hétérodiodées, puis celle des Cryptogames hétérodiodées avec les Phanérogames gymnospermes et angiospermes, montrent que l'homologie des formations sexuelles s'étend à l'ensemble entier des plantes vasculaires ; que le développement s'y effectue au fond de la même manière et qu'on ne constate entre les divers groupes de ce vaste ensemble de plantes que des différences de degré.

Aussi bien, devient-il nécessaire, au point où nous en sommes arrivés, de désigner les mêmes choses, c'est-à-dire les formations homologues des Cryptogames vasculaires et des Phanérogames, du même nom, au risque d'entretenir une confusion. Si, tout en indiquant ces homologies au cours de l'étude de la fleur, nous avons jusqu'ici donné aux mêmes

formations des noms différents, c'est uniquement parce que nous avons commencé notre étude par les Phanérogames et qu'il était naturel d'employer pour elles les noms courants, consacrés par l'usage, au risque de n'être pas compris.

Procédant du simple au composé, voyons donc par quelle gradation ininterrompue, on peut, en partant des Cryptogames vasculaires les plus simples, s'élever jusqu'aux Phanérogames les plus parfaites, c'est-à-dire aux Angiospermes.

1° Passage des Isodiodées aux Hétérodiodées. — Ce qui distingue les Cryptogames vasculaires hétérodiodées, par rapport aux isodiodées, c'est d'abord la différenciation de deux sortes de diodes, ensuite la grande réduction de leurs prothalles mâles et femelles.

Ces derniers restent, en effet, inclus dans les diodes qui leur ont donné naissance, comme il a été dit précédemment pour la Sélaginelle et la Salvinie, au lieu de se développer en une petite lame verte apparente, ou un petit tubercule, comme chez les Fougères et autres Isodiodées. Même chez les Sélaginelles, le prothalle mâle est unicellulaire (fig. 1395, *D, a*).

2° Passage des Hétérodiodées aux Gymnospermes. — 1° *Microdiodanges et microdiodes.* — Chez les Gymnospermes (Pin), les grains de pollen ne sont autre chose que des microdiodes, et les sacs polliniques des microdiodanges.

Comme les microdiodanges des Cryptogames vasculaires, en effet, les sacs polliniques représentent des émergences foliaires; comme les microdiodes, les grains de pollen naissent par tétrades dans leurs cellules mères.

Dans la microdiode des Gymnospermes, la petite cellule stérile (Cyprès), ou, selon le cas, les deux ou trois petites cellules stériles (Cycas, Pin), correspondent au prothalle mâle, déjà réduit à une simple cellule dans la microdiode de la Sélaginelle ou de la Pilulaire. Quant à la grande cellule, ou cellule anthéridienne, au lieu de donner naissance à une paroi d'anthéridie, elle s'allonge simplement en tube pollinique, et c'est dans ce tube, homologue de l'anthéridie, que la cellule génératrice mâle, contiguë à la plus interne des petites cellules stériles du grain de pollen, se subdivise en deux gamètes, ordinairement ovoïdes et non ciliés, mais néanmoins homologues de deux anthérozoïdes.

De là le nom de *Siphonogames*, appliqué quelquefois aux

Phanérogames, par opposition à celui de *Zoïdiogames*, donné aux Cryptogames vasculaires.

Les différences constatées dans le développement de l'anthéridie (production d'anthérozoïdes nombreux et *ciliés*, d'une part ; *non ciliés* et au nombre de deux seulement, d'autre part) tiennent à ce que le transport des gamètes mâles jusqu'à l'oosphère s'effectue, chez les Gymnospermes, par l'intermédiaire de l'air (pollinisation) et du tube pollinique, et non par l'intermédiaire de l'eau, comme chez les Cryptogames.

Gymnospermes à anthérozoïdes. — Toutefois, *dans le Cycas et le Ginkgo, un ou deux anthérozoïdes mobiles et ciliés*, et non plus simplement deux gamètes mâles immobiles, *se produisent aux dépens de la cellule génératrice mère de la microdiode* (fig. 1132), témoignant jusqu'à l'évidence de l'homologie des grains de pollen et des microdiodes.

Dans le Cycas, le tube pollinique reste assez loin de l'oosphère, laquelle est comme enveloppée d'une lame d'eau, et c'est au travers de ce liquide que nagent les anthérozoïdes, pour s'unir à l'oosphère et former l'œuf ; dans le Ginkgo (fig. 1132, III, *a*), la chambre pollinique renferme pareillement un peu de liquide, et les deux anthérozoïdes qui y nagent sont, comme dans le Cycas, fort développés.

Le Cycas et le Ginkgo sont donc *à la fois siphonogames*, puisqu'ils produisent des tubes polliniques, *et zoïdiogames*, puisque ces derniers engendrent de véritables anthérozoïdes.

Cela étant, on peut désigner aussi du nom d'anthérozoïdes les deux gamètes mâles ovoïdes des autres Gymnospermes, et par suite aussi ceux des Angiospermes, bien qu'ils soient dépourvus de cils vibratiles ; car ils sont évidemment les homologues des anthérozoïdes ciliés du Cycas et du Ginkgo, donc aussi de ceux des Cryptogames vasculaires hétérodiodées.

2° *Macrodiodanges et macrodiodes.* — Le nucelle des Gymnospermes représente un macrodiodange.

La cellule mère d'endosperme est l'homologue de la cellule mère des macrodiodes des Cryptogames vasculaires : la différence est qu'elle produit ordinairement, chez ces dernières, quatre macrodiodes, tandis qu'elle se constitue directement à l'état de macrodiode unique chez les Gymnospermes. En outre, cette macrodiode unique (cellule mère d'endosperme) n'est pas émise au dehors, comme celles des Cryptogames, circonstance liée sans doute à son indivision. Cette perma-

nence de la macrodiode au sein du macrodiodange ou nucelle ne contribue pas peu, dans un examen sommaire, à faire considérer comme différents le développement d'une Phanérogame et celui d'une Cryptogame vasculaire.

Dès lors, l'endosperme, qui remplit la cellule mère accrue des Gymnospermes, sans toutefois faire hernie au dehors du macrodiodange ou nucelle, apparaît comme l'équivalent du prothalle femelle, plus ou moins saillant, de la macrodiode, et les corpuscules qui s'y différencient, comme autant d'archégones, avec leur oosphère à la base, leur col ou rosette au sommet, et leur cellule de canal incluse.

3° Passage des Gymnospermes aux Angiospermes. — 1° *Microdiodes.* — Chez les Angiospermes, qui sont toutes siphonogames, sauf quelques Amentacées, c'est la microdiode tout entière qui s'allonge en anthéridie ou tube pollinique, véhiculant les deux anthérozoïdes non ciliés, issus d'une bipartition de la cellule génératrice mère immobile, c'est-à-dire de l'unique petite cellule de la microdiode ou grain de pollen. L'un de ces anthérozoïdes contribue à former l'œuf, en s'unissant à l'oosphère ; quant à l'autre, s'il semble éliminé dans la généralité des plantes jusqu'ici étudiées, il est destiné, chez quelques autres (Lis...), à une fonction nouvelle, spéciale aux Angiospermes, qui est de s'unir à la cellule mère de l'albumen et, en quelque sorte, de la féconder (fig. 1136).

Il n'y a plus ici, comme chez les Gymnospermes, isolement préalable d'une petite cellule stérile, prothallienne : le prothalle mâle est, à proprement parler, supprimé chez les Angiospermes, et la microdiode, abstraction faite de la cellule mère des gamètes, produit directement et seulement l'anthéridie.

2° *Macrodiodes.* — La macrodiode des Angiospermes ou cellule mère d'endosperme offre de même un raccourcissement dans le développement.

Au lieu de produire un prothalle femelle pluricellulaire ou endosperme, avec archégones, comme chez toutes les autres plantes vasculaires, elle se borne à constituer sept cellules prothalliennes, savoir : une triade supérieure (oosphère et synergides), une autre inférieure (antipodes), plus la cellule mère de l'albumen, à noyau d'abord géminé, plus tard terné, et c'est l'une de ces sept cellules endospermiques, la médiane de la triade supérieure d'ordinaire, qui, directement, sans se différencier en archégone, devient l'oosphère.

Unité du Règne végétal. — On voit maintenant, d'après tout ce qui précède, comment, par des raccourcissements gradués, les formations sexuelles des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes, en un mot, des *plantes archégoniées*, passent à celles des Phanérogames angiospermes.

On est dès lors amené à penser que tous ces groupes de végétaux, qui ne réalisent que des formes, toutes élevées en organisation, d'un seul et même type organique, ont pu provenir, dans le cours des âges, de l'évolution lente de formes primordiales plus simples (p. 56), sans doute de Thallophytes *simplement sporées*, c'est-à-dire ne produisant, comme éléments conservateurs, que des spores neutres, lesquelles, en germant, donnent lieu directement à la plante adulte (fig. 1447, I), sans aucune interposition de formations sexuées, ce qui est encore le cas pour la majorité des Champignons et pour diverses Algues (Bactériacées....). En fait, une liaison existe entre les Cryptogames vasculaires et les Muscinées (p. 1093), et entre les Muscinées et les Thallophytes (p. 1135).

Toutefois, on ne discerne aucune des influences qui ont pu amener ces plantes sporées, jusqu'alors douées du développement direct, à différencier des gamètes, puis des diodes, au cours de leur développement, et subdiviser ainsi leur corps total en deux tronçons, l'un sexué, issu d'une diode, et l'autre végétatif et diodogène, issu d'un œuf. Cette subdivision existe d'ailleurs nettement chez diverses Thallophytes, notamment les Algues rouges et les Champignons oomycètes ; seulement, à l'inverse des plantes vasculaires, et aussi des Muscinées, qui n'offrent plus que l'alternance de génération des diodes et des œufs, ces Thallophytes ont conservé en outre le mode primitif de reproduction directe par spores.

Le prothalle, qui est relativement peu développé, comme l'on verra, chez les Floridées et les Oomycètes, offre déjà tout son développement chez les Muscinées, notamment les Hépatiques (fig. 1447, III, *g*) ; mais il se réduit ensuite de plus en plus dans les échelons successifs de la vaste alliance des plantes vasculaires (IV), au point de manquer dans les microdiodes des Angiospermes et d'être réduit à sept cellules dans leurs macrodiodes. Le tronçon diodogène, au contraire, devient de plus en plus prépondérant, si bien que, chez les Angiospermes, il semble former, à lui seul, la plante entière (V, *i*, *i'*).

SECTION II

MUSCINÉES

Définition. — L'appareil végétatif des Muscinées ou *Bryophytes* comprend, tantôt une *tige feuillée* dressée (fig. 1401), tantôt un *thalle* (fig. 1400), en forme de lame verte dichotome. De là la division de l'embranchement en deux classes :

Fig. 1399.

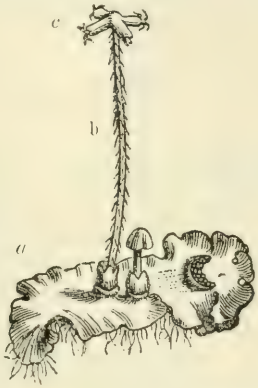


Fig. 1400.

Fig. 1399. — Funaire hygrométrique (0m,02). — *a*, rhizoïdes ; *b*, tige feuillée, produisant des œufs à son sommet ; *cd*, diodogone, issu d'un œuf ; *c*, soie ; *d*, diodange, émettant les diodes (spores de passage).

Fig. 1400. — *a*, thalle de Lunulaire (*Lunularia vulgaris*) portant, à droite, une corbeille à propagules en forme de croissant, puis deux réceptacles sexués ; *b*, pédicelle ; *c*, diodogones courts, réunis par groupes à l'extrémité des branches de l'étoile terminale.

1° La classe des *Mousses*, caractérisée par une tige feuillée dressée, qui s'accroît par une seule cellule terminale, parfois cunéiforme, plus ordinairement pyramidale, comme celle des Fougères ; ce sont les Muscinées les plus perfectionnées ;

2° La classe des *Hépatiques*, Muscinées ordinairement thalliformes (Marchantia, fig. 1435 ; Lunulaire, fig. 1400), parfois cependant pourvues d'une tige feuillée grêle et rampante (Jongermanne) ; elles forment la transition avec les Thallophytes.

CHAPITRE PREMIER

MOUSSES

Considérons successivement la conformation et la structure des Mousses, puis leur reproduction et leur développement.

I. — MORPHOLOGIE DES MOUSSES

1° Conformation externe. — 1° *Tige.* — La *tige feuillée* des Mousses, dressée verticalement, plus grêle à sa base qu'en son milieu, ne dépasse pas d'ordinaire quelques centimètres.

Elle reste souvent simple. Dans le Phasque (*Phascum muticum*), par exemple, elle se réduit à un petit cône d'un à deux millimètres de longueur ; dans la Funaire hygrométrique (fig. 1399, *b*), elle atteint de 5 à 10 millimètres.

Le Polytric pilifère offre une tige simple de 2 à 3 centimètres ; le Polytric Genévrier (*Polytrichum juniperinum*), au contraire, se ramifie souvent dès la base, et sa tige atteint 6 centimètres (fig. 1430) ; celle du Polytric commun (*P. commune*) (fig. 1401), également ramifiée, atteint jusqu'à 20 centimètres.

Les Mousses aquatiques, comme la Fontinale et le Sphaigne (fig. 1416), peuvent acquérir, en se ramifiant, une longueur de plusieurs décimètres. Les Sphaignes, Mousses spongieuses d'un vert tendre, contribuent largement à former la tourbe, par la décomposition des portions anciennes de leur corps, sans cesse recouvertes par les pousses nouvelles.

2° *Rhizoïdes.* — La racine est remplacée chez les Mousses, pour la fixation de la plante au sol et l'absorption des sucs nourriciers, par de simples *poils absorbants* ou *rhizoïdes* (fig. 1401, *d*), provenant de l'allongement des cellules superficielles de la base de la tige.

Les rhizoïdes sont tantôt unicellulaires et parfois renflés à leur terminaison (Polytric), tantôt cloisonnés transversalement en une file de cellules et ramifiés dans la terre. Ils forment à

la longue, autour de la base de la tige, un feutrage très apparent, souvent plus épais que la tige elle-même (Polytric, fig. 1430, *a'*), et d'où se détachent des filaments libres, qui gagnent le sol environnant.

Fig. 1401. Fig. 1402.

Fig. 1403.

Fig. 1404.

Fig. 1405.

Fig. 1401. — Pieds mâles de Polytric commun, terminés par des rosettes ou périgones à anthéridies (*a*) ; *d*, rhizoïdes (grand. nat.).

Fig. 1402. — Pied femelle. — *a*, périchèze, dans lequel s'est formé l'œuf, germe du diodogone (*cb*) ; *b*, soie du diodogone ; *c*, diodange avec coiffe.

Fig. 1403. — Diodange grossi, avec sa coiffe laciniée.

Fig. 1404. — *c*, opercule ; *d*, son appendice ; *b*, urne ; *a*, extrémité de la soie.

Fig. 1405. — Capsule ouverte ; *a*, bord du péristome.

Les rhizoïdes peuvent donner naissance à des *bourgeons*, origine d'autant d'individus complets, qui s'isolent ensuite par la destruction des portions intermédiaires de rhizoïdes.

3° *Feuille*. — Les feuilles des Mousses sont sessiles, à bord

entier ou dentelé, et tantôt ovoïdes, comme dans le genre Mnie (*Mnium*), où elles atteignent jusqu'à un centimètre de longueur, tantôt triangulaires et plus ou moins engainantes à la base (Polytric), ou subulées (Dicranum) ; leur sommet est généralement acuminé, parfois prolongé en poil (Polytric pilifère, Pottia).

La *nervure unique* qui parcourt ces feuilles est lisse dans le plus grand nombre de cas ; par exception, elle est relevée en aile dans le Fissident, et couverte de petites excroissances en manière de poils dans certaines Barbules (B. ambiguë ; B. aloïde). De part et d'autre de la nervure, le *limbe*, toujours très mince, se réduit à deux (fig. 1413, *C. h*), et, plus près du bord, à une seule assise de cellules (*B*), ce qui permet l'examen direct du contenu cellulaire au microscope, et par suite l'observation du mouvement protoplasmique.

La divergence des feuilles est très variable : $\frac{1}{2}$ dans le Fissident, $\frac{2}{5}$ dans les Sphaignes, $\frac{3}{8}$ dans la Funaire, etc.

Mal protégées contre une transpiration tant soit peu active, puisqu'elles n'ont, comme les Hyménophyllacées (p. 1030), ni atmosphère interne, ni stomates, les feuilles de nombreuses Mousses ne végètent bien qu'à l'humidité, sous le couvert d'autres plantes ; celles des stations naturellement humides, comme la Mnie (*Mnium*), se replient sur elles-mêmes à la moindre dessiccation, mais s'épanouissent de nouveau au contact de l'eau.

Fig. 1406. — Propagule de Marchantia (Hépatique).

Il est pourtant des espèces plus résistantes, qui ont pu s'adapter aux terrains secs, et qui même sont capables de supporter sans périr des périodes prolongées de sécheresse ; elles comptent alors au nombre des *plantes réviviscentes* (p. 747).

La plupart des Mousses sont vivaces.

Multiplication végétative : propagules. — Les Mousses sont douées, indépendamment de leur reproduction proprement dite, d'un remarquable pouvoir de *multiplication végétative*. Elles produisent à cet effet, le long de leur tige ou sur les feuilles, des *propagules* (fig. 1406), sortes de boutures, formées d'un massif cellulaire arrondi ou biconvexe, porté à l'extrémité d'un petit pédicule.

Une fois détachées et tombées sur le sol, les propagules

germent et produisent une série de nouveaux individus. A cet effet, elles allongent certaines de leurs cellules périphériques en filaments verts rameux ; puis de nouveaux plants naissent par bourgeonnement sur ces filaments, comme au cours de la germination des diodes (p. 1089). Toutefois, des tiges feuillées de Mousses peuvent aussi sortir directement des propagules.

Etant composées de cellules neutres et donnant lieu directement à de nouveaux individus, les propagules sont, par là même, comparables en quelque manière aux spores, ordinairement, il est vrai, unicellulaires, des Thallophytes.

2° **Structure.** — Le corps des Mousses est purement *cellulaire;* l'élément vasculaire y manque.

On observe bien, dans la région centrale de la tige et des feuilles, chez certains genres, des cellules nettement allongées suivant l'axe (fig. 1410, *c*), qui servent plus spécialement à la conduction des sucs nourriciers ; mais ces cellules sont vivantes et leur membrane reste cellulosique, ce qui permet tout au plus de les considérer comme des ébauches de véritables cellules vasculaires.

D'autre part, on ne rencontre non plus aucun élément criblé, qui puisse être proprement qualifié de libérien.

1° *Tige.* — La structure de la tige feuillée offre divers degrés de complexité, selon les genres. Son assise superficielle est toujours *dépourvue de stomates.*

a) Dans les Sphaignes (fig. 1408), Mousses aquatiques d'apparence spongieuse, la tige, privée, dans ce genre, de poils absorbants, offre trois régions.

D'abord, un *parenchyme aquifère* (*a*), formé de plusieurs rangées de grandes cellules incolores et transparentes, qui communiquent les unes avec les autres par de *larges perforations ;* c'est grâce à ce parenchyme que les portions aériennes des tiges de Sphaignes restent constamment imbibées d'eau, comme les portions submergées. Vient ensuite un *parenchyme sclérenx* (*b*), tissu de soutien de la plante. Ces deux premières régions peuvent être qualifiées d'*écorce.*

L'écorce enveloppe un *cylindre central* parenchymateux, formé de cellules polyédriques à parois minces (*c*), ordinairement sans méats et occupant les trois quarts de l'épaisseur de la tige ; ces cellules sont allongées suivant l'axe.

Dans la feuille, les grandes cellules perforées et remplies d'eau (fig. 1411, *b*), alternent avec des zones de cellules beaucoup plus petites (*a*), qui, elles, renferment des corps chlorophylliens. De face (fig. 1412), on constate que ces cellules vertes sont nettement allongées et unies les unes aux autres

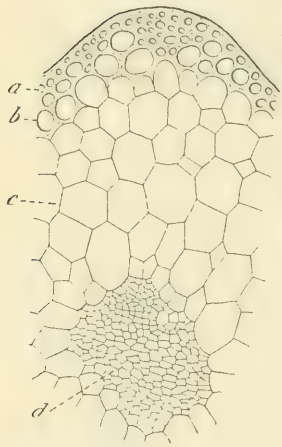


Fig. 1407.

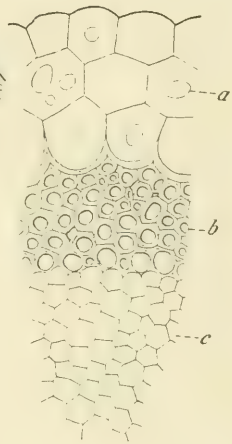


Fig. 1408.

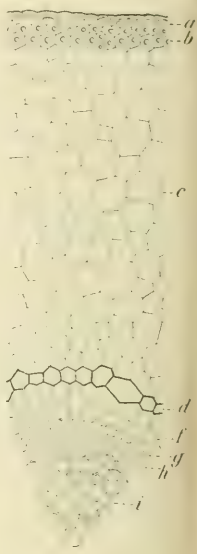


Fig. 1409.

Fig. 1407. — Coupe de la tige de Mnie (*Mnium hornum*). — *a*, épiderme; *b*, hypoderme scléreux; *c*, parenchyme cortical chlorophyllien; *d*, cylindre central à petites cellules (Bastit).

Fig. 1408. — Coupe de tige de Sphaigne (*Sphagnum cymbifolium*). — *a*, couche périphérique à cellules perforées; *b*, hypoderme scléreux; *c*, cylindre central, formé de parenchyme chlorophyllien (Bastit).

Fig. 1409. — Coupe transversale de la tige de Polytric (*Polytrichum juniperinum*). — *a*, épiderme; *b*, hypoderme sclérifié; *c*, parenchyme vert; *df*, zone péricyclique; *g*, région périphérique du corps central, à petites cellules; *i*, région centrale, à éléments lignifiés allongés, lâchement unis (Bastit).

en réseau, au nombre de 5 à 8 par maille; les mailles sont occupées chacune par un groupe de cellules aquifères.

b) Dans le genre Mnie (*Mnium hornum*), la tige (fig. 1407) comprend un épiderme, une écorce et un cylindre central.

L'*épiderme* (*a*) est continu et pilifère à la base. L'*écorce* se décompose en une couche scléreuse sous-épidermique (*b*), formée de deux ou trois assises, et un parenchyme polyédrique vert (*c*), à grandes cellules. Enfin le *cylindre central*

consiste en cellules étroites (*d*), qui tranchent par leur petitesse avec les précédentes.

c) Dans la *tige aérienne* du Polytric Genévrier (*Polytrichum juniperinum*), l'épiderme et l'écorce offrent les caractères du genre précédent; mais le cylindre central est plus profondément différencié.

On remarque d'abord, dans ce dernier (fig. 1409, *df*), une

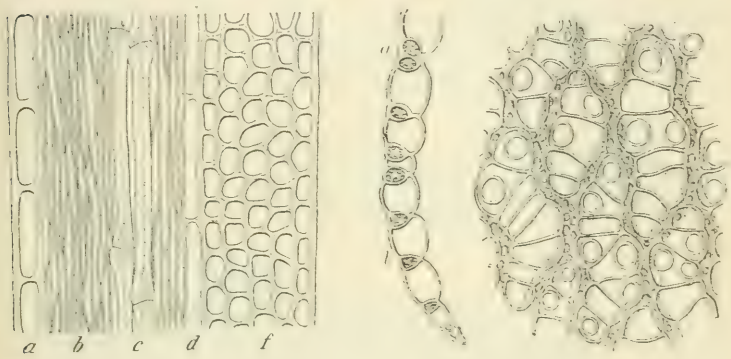


Fig. 1410. Fig. 1411. Fig. 1412.

Fig. 1410. — Coupe longitudinale de la feuille du Polytric (*Polytrichum juniperinum*). — *a*, épiderme externe; *b*, hypoderme fibreux; *c*, longues cellules conductrices, avec sac protoplasmique contracté; *d*, épiderme interne; *f*, lame chlorophyllienne qui le prolonge (voir aussi fig. 1413) (Bastit).

Fig. 1411. — Coupe transversale du bord du limbe d'une feuille de Sphaigne. — *a*, cellules vertes; *b*, cellules incolores plus grandes.

Fig. 1412. — Même feuille, vue de face. — On voit les perforations des grandes cellules incolores et le réseau formé par les cellules vertes, plus petites.

zone très amylifère, formée de trois assises de cellules, dont la plus extérieure (*d*) offre des parois plus épaisses : cette zone correspond à la région péricyclique et libérienne des plantes vasculaires. Vient ensuite un parenchyme, dont la portion centrale (*i*) est composée de *files de longues cellules* vivantes, laissant entre elles des lacunes : ces cellules (fig. 1410, *c*) sont pourvues d'une paroi assez épaisse, doublée d'une couche protoplasmique : toute leur portion centrale est occupée par une gouttelette de suc. Ce sont là des *cellules conductrices*, équivalents physiologiques des vaisseaux des plantes vasculaires.

Rhizome du Polytric. — La structure du *rhizome* du Polytric diffère sensiblement de celle de la tige aérienne.

Le tissu scléreux sous-épidermique (*b*) y est réduit à trois faisceaux, correspondant aux angles ; le parenchyme suivant (*c*), moins développé, est limité intérieurement par une assise de grandes cellules, allongées radialement ; par contre, le cylindre central du rhizome offre plus d'épaisseur, mais n'est formé que de petites cellules.

2° *Feuille.* — La structure de la nervure des feuilles fournit des caractères susceptibles d'intervenir dans la classification.

Dans le Polytric (fig. 1413), la *nervure* est limitée sur ses deux faces par l'épiderme (*C*, *a*, *f*) et le tissu scléreux (*b*, *d*) : sa portion centrale (*c*) comprend des cellules conductrices, qui se raccordent à celles de la région centrale de la tige. De

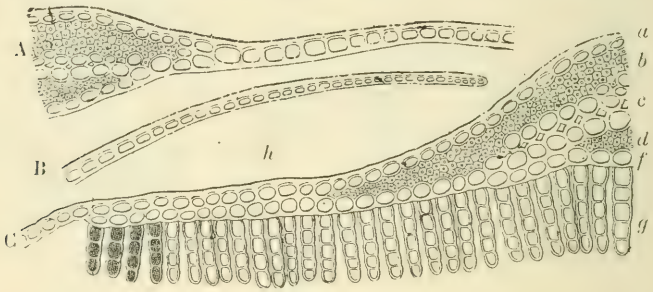


Fig. 1413. — *A*, coupe transversale de la portion basilaire, engainante, de la feuille du Polytric (*Polytrichum juniperinum*). — *B*, coupe transversale du bord du limbe, à une seule assise de cellules, faisant suite à *C*. — *C*, coupe transversale dans la région moyenne de la feuille ; *a*, *f*, épiderme externe et interne ; *b*, *d*, hypoderme scléreux externe et interne ; *c*, parenchyme conducteur à longues cellules de la nervure médiane ; *g*, section des lames chlorophylliennes longitudinales (Bastit).

part et d'autre de la nervure, le *limbe proprement dit* comprend d'abord deux assises cellulaires (*h*), qui correspondent aux lames épidermiques de la nervure, puis, dans la région marginale, une assise unique de cellules vertes (*B*).

Dans la portion moyenne de la feuille, l'épiderme interne est couvert, sur toute la largeur de l'organe, de *lames chlorophylliennes longitudinales* (fig. 1413, *g*), composées chacune d'une assise de cellules protectrices. Lorsque cette Mousse, essentiellement terrestre, séjourne dans l'eau, les pousses nouvelles manquent de ces proéminences vertes.

Variation de structure avec le milieu. — L'adaptation des Mousses à un milieu déterminé a entraîné chez diverses espèces, comme les Sphaignes, si nettement adaptées à la vie aquatique, une différenciation corrélative de structure. Toutefois, un grand nombre d'autres espèces apparaissent sous ce rapport comme inadaptives (p. 373) ; car des Mousses,

qui vivent normalement dans des milieux très différents, comme climat, terrain et station, offrent souvent la même structure, et inversement d'autres genres, placés sensiblement dans les mêmes conditions d'ambiance, présentent des différences structurales très appréciables.

Caractères optiques des membranes de Mousses. — En examinant les feuilles ou la paroi de la capsule (diodange, p. 1087) des Mousses au microscope, à la lumière polarisée, on observe des images de coloration variable, en rapport avec la constitution chimique des membranes.

Par exemple, la nervure d'une feuille de Mnie se colore d'une teinte jaune orangé, bordée de deux zones vertes, pendant que le limbe s'illumine en rouge pourpre, et les cellules de la zone basilaire en bleu.

Pareillement, la lumière polarisée fait apparaître en bleu vert les stries longitudinales de la capsule d'un Orthotriche, tandis que les interstices acquièrent une teinte pourpre.

Ces images, lorsqu'elles sont nettes et constantes dans un genre donné, peuvent intervenir utilement, comme les caractères morphologiques, dans la classification des Mousses ; tout au moins est-il permis de les combiner à ces derniers dans les genres difficiles à distinguer.

II. — REPRODUCTION ET DÉVELOPPEMENT DES MOUSSES

Définition. — Les Mousses fructifient en hiver ou au printemps ; elles offrent un corps total nettement divisé en deux tronçons, comme les Fougères.

1° *Tronçon sexué.* — Les formations sexuées, savoir, les *anthéridies* et *archégones*, rappellent celles des Cryptogames vasculaires. Elles naissent sur la tige feuillée de la Mousse, qui n'est autre chose que le tronçon inférieur et sexué du corps total, celui que l'on qualifie communément de plante adulte (fig. 1419 et 1420).

Ce tronçon feuillé apparaît comme l'homologue du prothalle des Fougères (et non de la plante adulte), conséquemment de l'endosperme des Phanérogames : car il naît d'une diode, comme le prothalle, indirectement il est vrai.

2° *Tronçon diodogène.* — Quand l'œuf est constitué, par la fusion d'un anthérozoïde avec l'oosphère, il se développe, sur la plante même qui l'a produit, en un tronçon diodogène ou *diodogone* (fig. 1414, *cd*). Les diodes qui, à la maturité, s'échappent du diodange terminal produisent, en germant, un prothalle filamenteux, dit *protonème* (fig. 1432), sur lequel naissent ensuite, par bourgeonnement, de nouveaux tronçons feuillés sexués.

Mousses monoïques et dioïques. — Lorsque la tige de la Mousse est simple (Funaire), c'est à son sommet même que se constituent les anthéridies et archégones, et plus tard l'unique diodogone ; quand elle est ramifiée (Hypne, Fontinale), c'est à l'extrémité de certains rameaux que prennent naissance ces formations sexuées. Les Mousses du premier groupe sont dites *acrocarpes ;* celles du second, *pleurocarpes.*

Lorsque les deux sortes d'organes sexués se trouvent réunis côte côte au sommet de la même tige, entremêlés parfois de petites feuilles, la Mousse est dite *hermaphrodite* (Pottia). Elle est *monoïque*, quand certains rameaux sont mâles, et

Fig. 1414.

Fig. 1415.

Fig. 1416.

Fig. 1414. — Funaire hygrométrique (0m,02). — *a*, rhizoïdes ; *b*, tige feuillée, produisant les œufs à son sommet ; *cd*, diodogone, issu d'un œuf ; *c*, soie ; *d*, diodange, émettant les diodes (spores de passage).

Fig. 1415. — Rameau mâle de Sphaigne (*Sphagnum cymbifolium*). — *a*, les quatre rangées de feuilles ; celles du bas ont été enlevées pour montrer les anthéridies pédonculés (*b*).

Fig. 1416. — *a*, branche mâle de Sphaigne (*Sphagnum acutifolium*) ; *b*, branche végétative ; *c*, rameaux femelles courts avec archégones, inclus dans le périchèze ; *d*, feuilles de la tige principale (Schimper).

d'autres femelles (Sphaigne, fig. 1416) ; *dioïque*, quand certains pieds portent exclusivement des anthéridies (fig. 1401 et 1419), et d'autres exclusivement des archégones (fig. 1402 et 1420), ce qui est le cas général (Polytric, Funaire).

Périchèze ; périgone. — Que la Mousse soit acrocarpe ou pleurocarpe, hermaphrodite, monoïque ou dioïque, toujours les feuilles terminales de la tige forment au groupe correspondant d'organes sexués un *involucre*, de coloration souvent

très différente de celle des feuilles ordinaires. Cet involucre se nomme *périchèze*, quand la Mousse est hermaphrodite ou femelle (1416, *c*), et *périgone*, quand elle est mâle (fig. 1401, *a*).

Le périchèze a la forme d'un petit bourgeon ovoïde serré : le périgone revêt parfois le même aspect (Bryum, Sphaigne) ; mais souvent il s'étale en manière de rosette, comme dans le Polytric (fig. 1401, *a*) et la Funaire.

Ajoutons que les anthéridies et les archégones sont souvent

Fig. 1417.

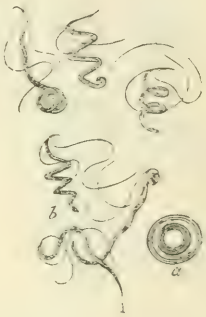


Fig. 1417 *bis*.

Fig. 1417. — *a*, groupe de trois anthéridies du Polytric commun ; *c*, amas d'anthérozoïdes, expulsé de l'un d'eux ; *b*, paraphyses.

Fig. 1417 *bis*. — *a*, cellule mère d'un anthérozoïde de Polytric (Mousse), avec l'anthérozoïde encore enroulé sur lui-même ; *b*, anthérozoïdes libres, biciliés, à corps plus ou moins spiralé.

entremêlés de poils protecteurs cloisonnés, dits *paraphyses* (fig. 1417, *b*).

Chez les Sphaignes (fig. 1416), les archégones (*c*) naissent normalement, entourés d'un périchèze, à l'extrémité de rameaux très courts ; tandis que les anthéridies se constituent tout le long de rameaux feuillés ovoïdes, sortes de périgones allongés (*a*), et non à leur sommet. Ces anthéridies, masqués par les feuilles, sont sphériques et finement pédonculés (fig. 1415, *b*).

Quand les anthéridies et les archégones se trouvent sur le même pied, c'est toujours sur des branches différentes : le Sphaigne est alors monoïque. D'autres espèces du même genre sont dioïques.

Étudions successivement : 1° la formation de l'œuf ; 2° le développement de l'œuf en diodogone ; 3° la germination des diodes et le développement des tronçons sexués.

1° Reproduction : formation de l'œuf. — *a*) *Anthéridie.* — L'anthéridie offre d'ordinaire la forme d'un petit sac ovoïde, courtement pédonculé (fig. 1417 et 1419, *a*).

Il procède, comme les paraphyses (*b*) qui l'accompagnent, d'une seule cellule superficielle de la tige. A cet effet, cette cellule s'allonge en papille (fig. 1421. I) et se divise par deux cloisons successives en trois autres, l'une terminale (*a*), qui se différencie en anthéridie, la moyenne qui donne le pied (*b*), et l'inférieure qui reste enchâssée entre les cellules adjacentes du sommet.

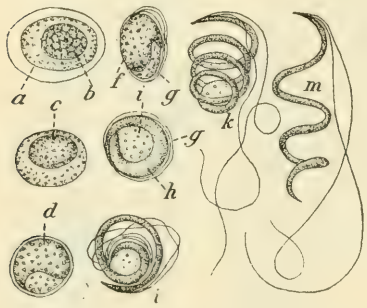


Fig. 1418. — Formation des anthérozoïdes de la Pellie (*Pellia epiphylla*, Hépatique). — *a*, protoplasme de la cellule mère, isolée ; *b*, noyau ; *c*, le noyau se rapproche de la surface du protoplasme ; *d*, noyau arqué ; *f*, corps nucléaire de l'anthérozoïde ; *g*, les deux cils protoplasmiques ; *hg*, anthérozoïde vu de face ; *i*, partie nutritive inerte du corps protoplasmique, avec amidon ; *i* (en bas), l'anthérozoïde se déroule ; *k*, vésicule inerte ; *m*, anthérozoïde libre, fixé après quelques minutes de rotation (gr. : 1050) (Guignard).

Les cloisonnements ultérieurs de la cellule terminale finissent par donner à l'anthéridie la constitution suivante : 1° une paroi (fig. 1442, *b*), composée d'une seule assise de cellules, pourvues d'abord de corps chlorophylliens nets, qui plus tard se métamorphosent et donnent à l'anthéridie une teinte jaune orange ; 2° un contenu, formé de nombreuses et petites cellules (fig. 1442, *c*), qui différencient chacune leur contenu en un anthérozoïde à deux cils (fig. 1418, *m*).

Pendant la maturation, les membranes des cellules intérieures se gélifient, comme chez les Fougères ; le produit de cette gélification absorbe énergiquement l'eau contenue dans le périgone, d'où résulte l'éclatement de l'anthéridie au sommet, et la sortie de la masse intérieure turgescente, de consistance mucilagineuse, dans laquelle les anthérozoïdes sont encore enroulés sur eux-mêmes en spirale (fig. 1417, *c*).

Une fois dégagés et devenus libres dans l'eau ambiante,

par suite de la dissolution de la gelée qui les enveloppait, les *anthérozoïdes* apparaissent comme des corpuscules très effilés, arqués ou sinueux, un peu renflés d'un côté, et munis à l'autre extrémité de *deux longs cils vibratiles* (fig. 1417 *bis*). Le corps de l'anthérozoïde provient essentiellement du noyau de la cellule mère (fig. 1418, *f*, *m*) ; les cils, ainsi que la portion effilée du corps qui les porte, du protoplasme.

b) *Archégone*. — L'archégone des Mousses (fig. 1420, *a*) affecte la forme de bouteille, comme celui des Fougères ; mais il est ici tout entier en relief, et même courtement pédonculé. Il procède aussi des cloisonnements et de la différenciation d'une seule cellule épidermique.

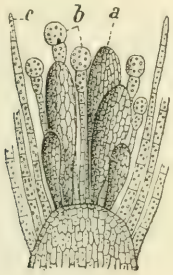


Fig. 1419.

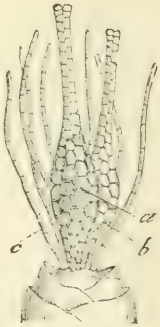


Fig. 1420.

Fig. 1419. — Sommet de tige d'un pied mâle de Funaire hygrométrique. — *a*, anthéridies ; *b*, paraphyses ; *c*, coupe des folioles du périgone.

Fig. 1420. — Sommet de tige d'un pied femelle de Polytric. — *a*, *b*, archégones non mûrs ; *c*, paraphyses.

Comme pour l'anthéridie, la cellule mère (fig. 1421, I) se divise d'abord par deux cloisons transverses successives en trois autres, dont la supérieure (*a*) donne l'archégone, et la suivante (*b*) le pied.

Lorsque les cloisonnements sont terminés, le *col* de l'archégone comprend quatre files longitudinales (fig. 1421, *a*), quelquefois six files (Sphaigne), de cellules intimement unies, par conséquent sans méats le long de l'axe. La portion renflée ou *ventre* est formée à la maturité de deux assises cellulaires de paroi, et de deux cellules axiles, issues l'une de l'autre : de ces deux cellules, l'inférieure est l'*oosphère* (*d*) ; l'autre (*c*) représente la *cellule de canal*.

Cette dernière s'insinue suivant l'axe entre les quatre files

du col, se cloisonne transversalement, puis gélifie ses membranes et son contenu, ce qui donne lieu à un canal : l'absorption ultérieure d'eau par la masse mucilagineuse intérieure provoque l'éclatement du col au sommet, et par suite l'émission du contenu, sous forme d'une petite gouttelette, qui reste adhérente à l'orifice (fig. 1443, I, *a*). Par l'action osmotique qu'il exerce sur l'eau ambiante, ce mucilage intervient sans doute pour attirer les anthérozoïdes, qui nagent à proximité.

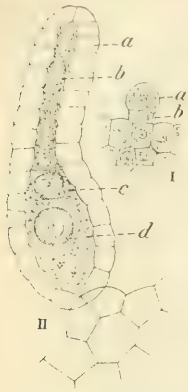


Fig. 1421. — II, archégone presque mûr du Marchantia (*Marchantia polymorpha*); *a*, col, encore fermé : *b*, cellules de canal gélifiées : *c*, cellule de canal inférieure, surmontant l'oosphère (*d*) et non encore résorbée. — I, premier cloisonnement de la cellule épidermique, mère de l'archégone; *a*, cellule mère définitive de l'archégone ; *b*, pied (gr. : 280) (Strasburger).

c) *Formation de l'œuf.* — Les choses étant en cet état, l'œuf prend naissance, comme chez les Cryptogames vasculaires, par fusion des éléments respectifs d'un anthérozoïde et d'une oosphère. Les anthérozoïdes qui nagent dans l'eau du périchèze viennent prendre contact avec le mucilage (fig. 1443, I), s'engagent dans le col des archégones et accèdent ainsi directement au protoplasme de l'oosphère ; car la membrane de cette dernière s'est gélifiée au fond du col. Un seul d'entre eux probablement s'unit à l'oosphère pour constituer l'œuf.

Comme à l'ordinaire, l'œuf, dès après sa formation, sécrète une membrane de cellulose, ce qui en fait une cellule complète, capable de développement.

Cas des Mousses monoïques et dioïques. — La formation de l'œuf est relativement facile chez les Mousses hermaphrodites.

Dans les Mousses dioïques, où les plants mâles sont parfois éloignés des plants femelles, le transport des anthérozoïdes est vraisemblablement effectué par l'intermédiaire des Insectes.

Quant aux espèces monoïques, chez lesquelles les anthéridies se trouvent à petite distance des archégones, il est probable que les anthérozoïdes peuvent arriver à l'oosphère, au moment des pluies, par projection, ou en rampant le long de la plante mouillée ; mais le fait n'a pas encore été directement constaté.

2° **Développement de l'œuf en diodogone.** — Dès après la

fécondation, commence le développement de l'œuf en tronçon diodogène ou diodogone.

L'œuf donne naissance d'abord à un corps cellulaire ovoïde vert (fig. 1422, *c*), sorte d'embryon dont la base s'enfonce, en manière de suçoir nourricier, dans la portion terminale de la tige feuillée, tandis que le sommet soulève l'archégone, encore surmonté du col ; ce dernier est alors oblitéré et plus ou moins flétri (fig. 1422, *a*). La première cloison de l'œuf est toujours perpendiculaire à l'axe de l'archégone (fig. 1443, I).

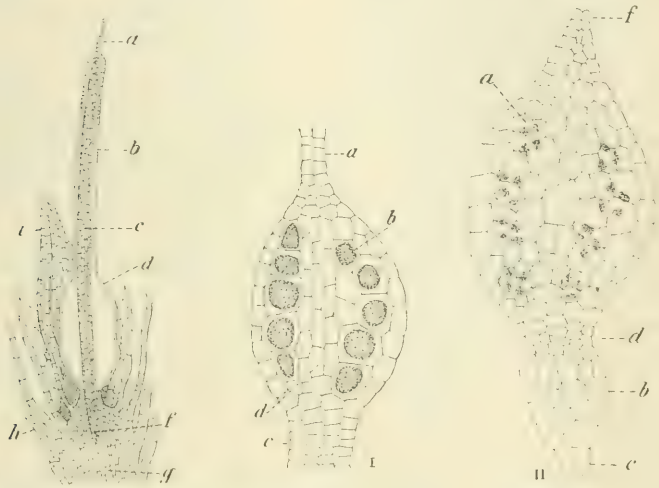


Fig. 1422. Fig. 1423. Fig. 1424.

Fig. 1422. — Funaire hygrométrique. — *a*, col oblitéré de l'archégone agrandi *b*, paroi distendue de l'archégone ; *d*, ventre ; *c*, embryon ou jeune diodogone, formé de parenchyme vert homogène ; *f*, pied ; *g*, sommet de la tige feuillée ; *h*, feuilles sectionnées ; *i*, feuille de face (Sachs).

Fig. 1423. — Capsule indéhiscente d'*Ephemerum* (Phascacée), en voie de maturation. — *a*, reste du col de l'archégone ; *b*, cellules mères des diodes, à contenu contracté ; *d*, columelle ; *c*, pied (gr. : 130) (Müller).

Fig. 1424. — Diodogone entier mûr de la même espèce. — *a*, tétrades de diodes, nettement séparées dans leurs cellules mères ; *fd*, surface accrue de l'archégone (non déchiré) ; *b*, pied ; *c*, cellule terminale cunéiforme.

Pendant quelque temps, l'archégone se prête à cette poussée de bas en haut, en distendant sa région inférieure ; après quoi, une rupture se produit circulairement à la base. Désormais, l'archégone, notablement agrandi, coiffe le sommet de l'embryon encore filiforme et y subsiste jusqu'à la maturité : dans cet état, on lui donne le nom de *coiffe* (fig. 1430, *d* et

1403). La coiffe est tantôt conique (Polytric), tantôt déjetée sur le côté (Funaire), etc.

La cupule que forme le sommet de la tige autour de la base de l'embryon se nomme *gainule*.

Lorsque l'embryon, par les cloisonnements répétés de la cellule cunéiforme unique qui le termine à ses deux extrémités (fig. 1425. *a. b*), est arrivé au terme de son allongement, sa portion supérieure se renfle et se différencie en un *diodange* ou *capsule* (fig. 1404), de coloration variable, mais d'ordinaire brune ou rousse, tandis que toute sa portion inférieure subsiste à l'état de cordon grêle, nommé *soie* (fig. 1402. *b*). La soie atteint jusqu'à 10 centimètres de longueur, par exemple dans le Polytric commun ; mais ailleurs aussi elle reste très courte, comme dans le Phasque, dont la capsule demeure cachée dans le périchèze. Le diodange lui-même se différencie en *urne* (fig. 1404. *b*), qui produit les diodes, et en *opercule* (*c*), tantôt aplati, tantôt conique (Polytric), qui se détache à la maturité.

Dans le Polytric, Mousse commune, il faut environ un an au diodogone pour arriver à maturité ; après quoi, la coiffe tombe, et la capsule dissémine les diodes.

L'ensemble formé par la soie, le diodange et la coiffe constitue le *diodogone* (fig. 1430. *cd*) : il fournit d'importants caractères de classification des Mousses.

Structure de la soie. — La tige feuillée des Mousses, qui a été précédemment décrite (fig. 1409), n'est pas la tige proprement dite de la plante, comparable à la tige des Cryptogames vasculaires et des Phanérogames, mais bien l'*homologue du prothalle* des Fougères ; car elle procède, comme ce dernier, indirectement il est vrai, du développement d'une diode, et non de l'œuf comme la tige proprement dite.

Seule, la *soie*, production végétative de l'œuf, représente ici l'*homologue de la tige des plantes vasculaires*. Du reste, sa structure, quoique purement cellulaire, se rapproche plus de celle des plantes vasculaires que la structure de la tige feuillée qui la porte, notamment par la *présence de stomates ;* seulement, la soie est une tige simple, et dépourvue de feuilles.

La section transversale de la soie présente à considérer, dans un Polytric, une Funaire ou un Hypne, par exemple (fig. 1428, I) : un épiderme, une écorce et un cylindre central.

L'épiderme diffère de celui de la tige feuillée par la *présence de sto-*

mates, éléments caractéristiques de l'assise limitante de la tige des plantes vasculaires, et que présente aussi la capsule (fig. 1427, *g*).

L'écorce est souvent limitée intérieurement par une assise endodermique, dont les cellules se distinguent des précédentes, soit par leur

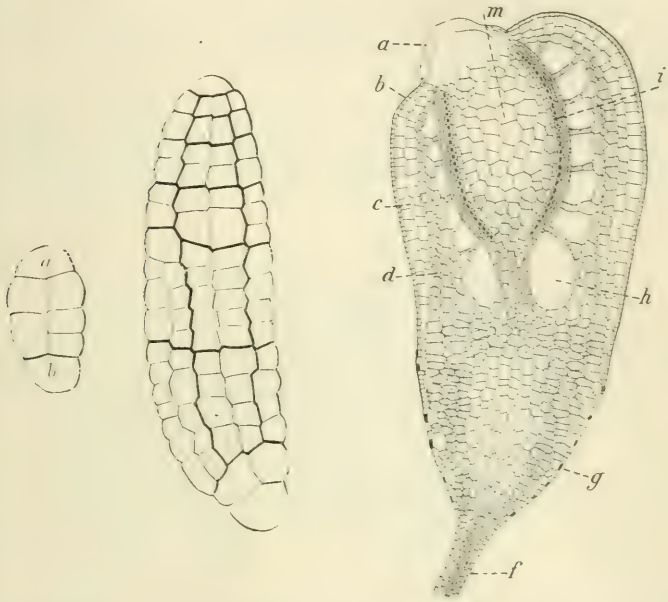


Fig. 1425. Fig. 1426. Fig. 1427.

Fig. 1425. — Jeune embryon (futur diodogone) de Phasque cuspidé (*Phascum cupidatum*). — *a*, *b*, cellules initiales cunéiformes.

Fig. 1426. — Etat plus avancé. On voit les deux cellules initiales : les traits de force transversaux indiquent les premières cloisons formées ; les autres traits, les subdivisions des segments.

Fig. 1427. — Capsule encore verte de la Funaire hygrométrique (*Funaria hygrometrica*). — *a*, opercule ; *b*, épiderme ; *c*, parenchyme incolore ; *d*, parenchyme vert, palissadique en bas ; *f*, soie avec tissu conducteur axile, se terminant plus haut par un massif de parenchyme incolore ; *g*, stomates (cellules stomatiques en noir) ; *h*, lacunes ; *i*, assise des cellules mères des diodes ; *m*, columelle (gr. : 20) (Haberlandt).

forme, soit par l'épaississement de leurs membranes ; ce parenchyme est sclérifié dans l'Hypne.

Vient enfin le parenchyme du cylindre central (fig. 1428, *b*, *c*).

Structure et déhiscence du diodange. — Le diodange, comme la soie, est limité par un épiderme (fig. 1427, *b*), stomatifère au moins dans sa région inférieure (*g*).

Le parenchyme intérieur est creusé d'une lacune annulaire (*h*), traversée çà et là de trabécules cellulaires et séparée

de l'épiderme par trois ou quatre assises de cellules, les unes vertes (*d*), les autres incolores (*c*). Or, c'est dans l'une des assises (*i*) les plus extérieures du massif cellulaire central que prennent naissance les diodes, au nombre de quatre par cellule mère (fig. 1423, *b* et 1424, *a*), comme chez les Fougères. Le tissu polyédrique plus intérieur, à larges cellules, se nomme *columelle* (fig. 1427, *m*).

Les diodes des Mousses, comme celles des Phanérogames (p. 849 et 871), ne renferment, dans leur noyau, que la moitié du nombre de chromosomes qui caractérise les autres cellules du diodogone, ainsi que l'œuf dont il provient.

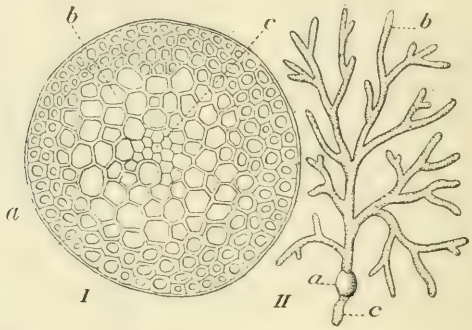


Fig. 1428 et 1429. — I, section transversale de la *soie* d'une Mousse (*Hypnum serpens*) ; *a*, parenchyme scléreux, à parois très épaissies ; *b*, parenchyme formé de grandes cellules à parois minces, pourvues d'amidon ; *c*, tissu central à cellules plus petites (gr. : 160). — II, structure *continue* du thalle d'une Moisissure (*Mucor*) ; *a*, spore en germination ; *b*, thalle filamenteux ramifié ; *c*, filament de germination resté court (gr. : 400).

A la maturité, les diodes, qui se sont séparées les unes des autres par le même mécanisme que les grains de pollen (p. 848), se trouvent enfermées dans un espace annulaire ou *sac diodifère*. Elles sont émises au dehors de la manière suivante.

L'opercule (fig. 1427, *a*) devient libre, par suite d'une destruction de cellules à sa face inférieure, dans la zone de jonction avec l'urne.

En tombant, il met à nu le *péristome* (fig. 1431), cercle de petites languettes ou *dents*, posées à plat, radialement, sur la face supérieure de l'urne ; ces languettes, issues de la différenciation d'une lame de cellules, dont elles représentent les membranes épaissies, sont fixées par leur base au pourtour de cette face supérieure, mais deviennent libres sur le reste de leur étendue, par suite de la gélification partielle des

cellules, suivant un certain nombre de lignes radiales. Dès que l'opercule s'est détaché par la dissociation des assises cellulaires qui séparent le bord du péristome de la surface épidermique, les dents du péristome se recourbent en dehors par l'effet de la dessiccation, et le sac diodifère, maintenant ouvert, donne issue aux diodes (fig. 1414). Ces dernières sont de simples cellules arrondies ou tétraédriques ; leur surface est ordinairement rugueuse.

Dans quelques Mousses (Phasque), le diodange est *indéhiscent* (fig. 1424) : c'est alors par destruction de la paroi que la dissémination des diodes s'effectue.

Péristome. — Le péristome est dit *simple* ou *double*, selon qu'il comprend une ou deux rangées superposées de dents ; dans le second cas, on nomme d'ordinaire *cils* les pièces du péristome intérieur.

Dans la Barbule, par exemple, le péristome est simple et comprend de 16 à 32 dents très fines. Dans la Fontinale (fig. 1431), il est double : le péristome externe (*a*) comprend 16 dents triangulaires, et l'interne (*b*) 16 cils en réseau ; dans l'Hypne, le péristome externe a de même 16 dents, et l'interne 16 languettes, portant latéralement quelques cils.

Les Polytrics offrent une particularité : leur péristome, ordinairement composé de 64 dents, reste couvert, dans sa portion centrale, d'un disque cellulaire arrondi, l'*épiphragme* (fig. 1405), qui ne laisse libres que de petits orifices sur le pourtour (*a*) de l'urne, entre les portions basilaires des dents.

Le péristome manque dans certaines Mousses, notamment dans le genre Gymnostome, qui tire de là son nom.

3° Germination des diodes : développement des tronçons sexués. — Sur le sol humide, le corps protoplasmique uninucléé de la diode se gonfle en absorbant de l'eau, et sa membrane interne ou *intine*, seule extensible, traverse la membrane externe ou *exine*, cutinisée et inerte.

De la sorte se constitue un filament vert (fig. 1432), pourvu de corps chlorophylliens nets, et qui se cloisonne transversalement en une file de cellules, çà et là ramifiées latéralement ; certains rameaux, au lieu de rester superficiels, s'enfoncent dans le sol et deviennent autant de poils absorbants, de teinte foncée (fig. 1433).

On donne le nom de *protonème* à ce prothalle filamenteux, issu de la diode.

Çà et là, sur les filaments verts, se constituent des *bourgeons* (fig. 1432, *c*), germes d'autant de tiges feuillées sexuées ; celles-ci, en produisant des rhizoïdes à leur base, donnent lieu à autant d'individus sexués complets.

Les plants, parfois très nombreux, qui proviennent ainsi d'un même protonème, s'affranchissent ensuite petit à petit les uns des autres par voie de marcottage naturel, c'est-à-dire que les filaments protonémiques nourriciers, qui les unissaient jusqu'alors les uns aux autres, finissent par se détruire. Serrés côte à côte et agglomérés à la longue par

Fig. 1430.

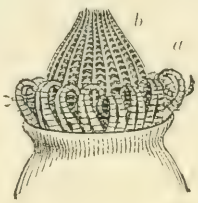


Fig. 1431.

Fig. 1432.

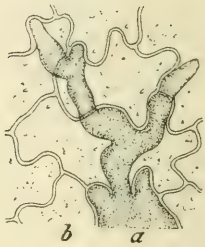


Fig. 1433.

Fig. 1430. — I, Polytric (*Polytrichum juniperinum*); *a*, rhizoïdes; *b*, tige feuillée; *c*, soie du diodogone; *d*, coiffe (grand. nat.). — II, capsule, encore couverte de la coiffe. — III, capsule libre, montrant l'opercule et l'urne.

Fig. 1431. — Orifice de l'urne de la Fontinale (*Fontinalis antipyretica*). — *a*, péristome externe enroulé; *b*, péristome interne dressé (Schimper).

Fig. 1432. — *a*, membrane cutinisée d'une diode de Mousse; *b*, protonème filamenteux vert; *c*, bourgeons avec rhizoïdes.

Fig. 1433. — *a*, rhizoïde de Mousse (*Eurhynchium*), pénétrant dans l'épiderme (*b*) d'une feuille morte de Hêtre (gr. : 400) (Haberlandt).

les poussières qu'apporte le vent, leur ensemble donne lieu en définitive à ces petites touffes de Mousses arrondies, qui couvrent les vieux toits ou les murs.

On a vu que le protonème des Mousses peut vivre temporairement en symbiose avec des Champignons (p. 707).

CHAPITRE II

HÉPATIQUES

1° Conformation et structure. — L'appareil végétatif des Hépatiques est ordinairement un *thalle* vert dichotome, comme dans le Marchantia (fig. 1434) et la Lunulaire (fig. 1439), parfois une *tige rampante*, bordée de chaque côté d'un rang de *feuilles*, comme dans les Jongermannes.

Le thalle porte des *corbeilles à propagules*, en forme de

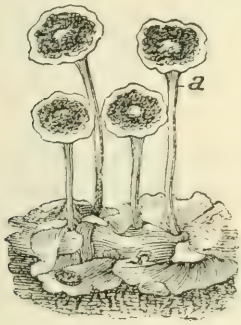


Fig. 1434.

Fig. 1435.

Fig. 1434. — Plant mâle de Marchantia (*Marchantia polymorpha*). — *a*, réceptacles mâles, portant des anthéridies dans les dépressions de la face supérieure ; *c*, thalle.

Fig. 1435. — Plant femelle. — *b*, réceptacles étoilés femelles, portant des archégones à la face inférieure, contre la base de chaque ramification ; *d*, corbeille à propagules.

coupe arrondie dans le Marchantia (fig. 1440), en forme de croissant dans la Lunulaire (fig. 1439), qui en tire son nom.

a) Thalle. — Le *thalle* du Marchantia, fixé au sol par des poils absorbants, est limité supérieurement par un épiderme incolore (fig. 1437, *b*), muni de distance en distance d'ouvertures, rappelant l'ostiole des stomates : ces ostioles (fig. 1437 et 1438, *a*) sont situées à l'extrémité de petits reliefs coniques, formés de plusieurs étages circulaires de cellules, chaque étage étant quadricellulaire.

Les ostioles communiquent avec autant de larges lacunes (fig. 1437. *c*), séparées les unes des autres par des cloisons cellulaires et limitées inférieurement par un parenchyme incolore à cellules réticulées (*d*), qui confine d'autre part à l'épiderme inférieur et forme avec lui toute la moitié inférieure du thalle.

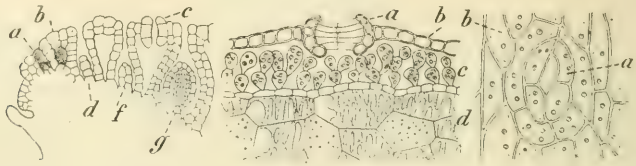


Fig. 1436. Fig. 1437. Fig. 1438.

Fig. 1436. — Coupe d'un chapeau mâle de Marchantia (*Marchantia polymorpha*). — *a*, début de l'anthéridie, au fond d'une dépression; *d*, *f*, états suivants; *g*, anthéridie mûr; *b*, état jeune d'un stomate; *c*, stomate constitué.

Fig. 1437. — Coupe transversale du thalle. — *a*, crypte stomatique; *b*, épiderme; *c*, filaments chlorophylliens rameux; *d*, parenchyme incolore réticulé.

Fig. 1438. — *a*, crypte stomatique, vue de face, avec ses quatre rangées de cellules de bordure; *b*, épiderme (Sachs).

Le parenchyme vert ne se rencontre que dans les lacunes, sous forme de filaments paucicellulaires irréguliers (*c*), qui partent d'ordinaire du fond.

b) *Tige feuillée.* — La *tige* des Jongermannes et des autres Hépatiques qui sont pourvues de cet organe est moins différenciée que celle des Mousses. Elle consiste simplement, comme chez les Mousses les plus simples, en un parenchyme homogène, limité par un épiderme, sans stomates.

Les *feuilles*, parcourues quelquefois par une nervure médiane (Jongermanne), sont toujours réduites à un seul plan de cellules, et représentent par suite une simple expansion de l'épiderme de la tige. Outre les deux rangées latérales de feuilles, il en existe parfois une troisième, formée de feuilles plus petites, échelonnées sur la face inférieure de la tige.

Chez les espèces aquatiques, elles ne sont pas toujours, contrairement à ce que l'on constate d'ordinaire (p. 382 et 312), plus simples que chez les espèces des lieux secs.

2° **Reproduction.** — *a*) Le Marchantia est une plante dioïque qui se développe facilement dans les cours humides, les puits, etc. Les anthéridies et les archégones sont portés par des

rameaux dressés spéciaux (fig. 1435), qui s'élèvent çà et là du thalle vert, irrégulièrement lobé ; il en est de même dans la Lunulaire (fig. 1439).

Les rameaux des thalles mâles du Marchantia (fig. 1434, *a*) sont terminés en manière de disque arrondi ou *chapeau* mâle, à contour crénelé ; la face supérieure aplatie porte de nombreux *anthéridies*, courtement pédonculés, logés au fond de petites dépressions ovoïdes, dites *cryptes anthéridiennes* (fig. 1436, *a, f, g*). Chaque anthéridie comprend une assise de cellules de paroi (fig. 1442, *b*) et un massif de petites cellules intérieures (*c*), disposées régulièrement en files longitudinales et transversales, et produisant chacune un anthérozoïde (*d*), comme il a été dit pour les Fougères. Ces anthérozoïdes (fig. 1418) portent deux cils, comme ceux des Mousses.

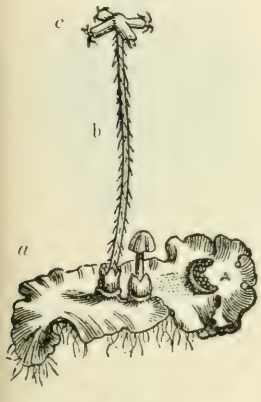


Fig. 1439.

Fig. 1440.

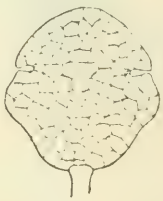


Fig. 1441.

Fig. 1439. — *a*, thalle de Lunulaire (*Lunularia vulgaris*), portant, à droite, une corbeille à propagules en forme de croissant, et deux réceptacles sexués; *b*, pédicelle ; *c*, diodogones courts, réunis par groupes à l'extrémité des branches de l'étoile terminale.

Fig. 1440. — Lobe du thalle du Marchantia (*M. polymorpha*), portant une corbeille à propagules (gr. : 3).

Fig. 1441. — Propagule isolée, entière, vue de côté (gr. : 15).

Les rameaux fructifères des thalles femelles (fig. 1435) sont terminés par des *chapeaux étoilés*, et c'est à leur face inférieure, à la base des lobes et en alternance avec eux, que pendent les *archégones* (fig. 1443), le col dirigé vers le bas ; ils sont entourés d'un périchèze.

Lorsque l'*œuf* a pris naissance par fusion d'un anthérozoïde avec une oosphère, il se développe, comme chez les Mousses, en un *diodogone* (fig. 1443, II). Mais ce dernier, étant pour ainsi dire sessile, reste masqué par le chapeau ; en outre, il demeure entièrement inclus dans l'archégone agrandi (*b*),

au lieu de le briser, comme dans la généralité des Mousses : aussi n'y a-t-il pas de coiffe libre chez les Hépatiques.

A la maturité, le diodogone s'ouvre par quatre fentes, qui donnent issue aux diodes.

b) Les Jongermaniées se distinguent des autres Hépatiques par leur diodogone, muni d'un pédicelle allongé. La paroi de leur diodange, formée de deux assises de cellules, offre des épaississements lignifiés, en prédominance sur la face interne

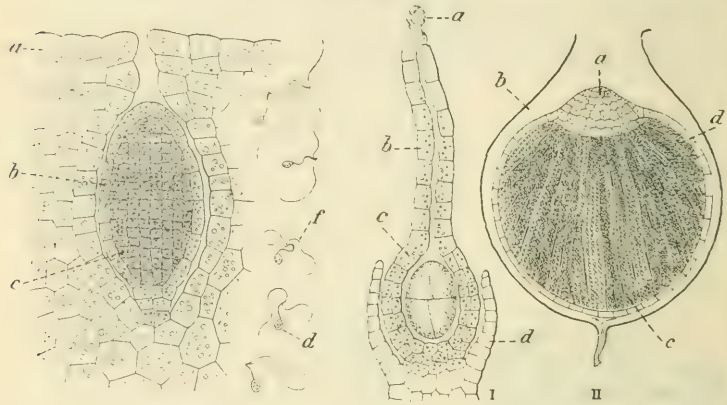


Fig. 1442. Fig. 1443 et 1444.

Fig. 1442. — *b*, paroi d'un anthéridie de Marchantia (*Marchantia polymorpha*); *c*, cellules mères des anthérozoïdes; *a*, paroi du chapeau mâle; *d*, anthérozoïdes; *f*, leurs deux cils (Strasburger).

Fig. 1443 et 1444. — I, anthéridie de Marchantia, après la formation de l'œuf; *a*, mucilage avec anthérozoïdes flétris; *b*, col; *c*, ventre de l'archégone avec jeune embryon quadricellulaire; *d*, enveloppe protectrice. — II, diodogone avant la maturité; *a*, pédicelle (soie) très court; *b*, paroi de l'archégone non déchirée; *c*, files de diodes et d'élatères, ces dernières pourvues chacune de 1-3 bandes d'épaississement brunes; *d*, paroi propre du diodogone (Sachs).

de l'assise sous-épidermique. La dessiccation entraînant un raccourcissement plus grand sur la face externe de la paroi, il en résulte une traction vers le dehors, et par suite une déhiscence du diodange, comparable, comme mécanisme, à celle des sacs polliniques : cette déhiscence s'effectue longitudinalement en quatre valves.

c) En germant, les diodes des Hépatiques donnent un protonème rudimentaire, sur lequel se développent immédiatement, par bourgeonnement, les thalles nouveaux, ou bien, selon le cas, les tiges feuillées.

Structure du diodogone. — Dans le jeune âge, le diodogone (fig. 1443, I) est formé d'un parenchyme homogène. Son assise péri-

phérique est destinée à constituer la paroi, tandis que le tissu intérieur se différencie localement en *cellules mères des diodes* et en cellules stériles ou *élatères*. Dans le genre Frullanie, c'est une simple lame de cellules, voisine de l'épiderme du diodogone naissant, qui est active (fig. 1445, I, *a*) : certaines de ces cellules (III, *b*) s'allongent directement en élatères (II, *f*) : les autres *c* se cloisonnent transversalement pour constituer les cellules mères des diodes. Chaque cellule mère produit ensuite, comme à l'ordinaire, une tétrade de diodes (IV, *d*).

Les cellules mères des élatères (III, *b* et II, *f*) s'allongent parallèlement à l'axe du diodogone, s'isolent par gélification de la lame moyenne de leurs membranes, et acquièrent souvent intérieurement des épaississements spiralés, en même temps que leur contenu (protoplasme, amidon) se résorbe. Au moment de la maturité, elles se trouvent réduites à leur membrane, comme les vaisseaux spiralés.

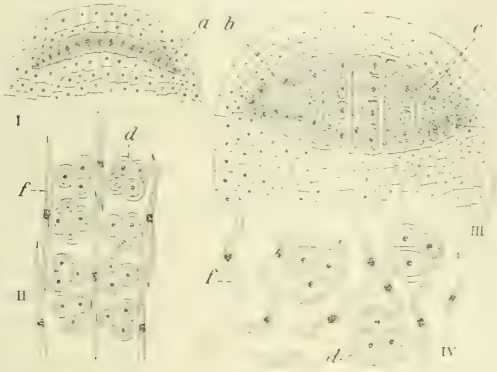


Fig. 1445 et 1446. — Formation des diodes de la Frullanie (*Frullania dilatata*, Hépatique). — I, portion supérieure du diodogone jeune ; *a*, cellules mères des diodes et des élatères. — III, *b*, jeunes élatères ; *c*, cellules mères des diodes. — II, *d*, tétrades de spores isolées du diodogone d'Aneura (*Aneura pinguis*) ; *f*, élatères. — IV, mêmes éléments pour la Targionie (*Targionia hypophylla*) (Leclerc du Sablon).

On donne à ces cellules stériles le nom *d'élatères* (fig. 1445, II, IV, *f*), parce qu'elles contribuent mécaniquement à la dissémination des diodes qui les entourent, par les mouvements qu'elles effectuent en se desséchant.

Les élatères existent chez toutes les Hépatiques, sauf dans le genre Riccie (*Riccia*). Parfois (Sphérocarpe), elles restent arrondies, par suite d'arrêt de développement et offrent alors quatre noyaux, comme les cellules mères des diodes en voie de division ; dans ce cas, ces cellules sont sans influence sur la dissémination des diodes.

Dans le genre Targionie (*Targionia*), les élatères, pourvus d'épaississements spiralés très nets, sont enchevêtrés avec les diodes.

HOMOLOGIE DES MUSCINÉES ET DES CRYPTOGAMES VASCULAIRES

Valeur relative inégale des deux tronçons. — Le corps total des Muscinées, on vient de le voir, se décompose, comme

celui des Cryptogames vasculaires, en deux tronçons bien distincts, en deux individus en quelque sorte, nés l'un de l'autre, savoir : un *individu sexué*, né par bourgeonnement du protonème, lui-même issu du développement libre d'une diode, et un *individu asexué* ou *diodogone*, né du précédent. Seulement, ces deux formations n'ont pas le même développement relatif dans les deux embranchements.

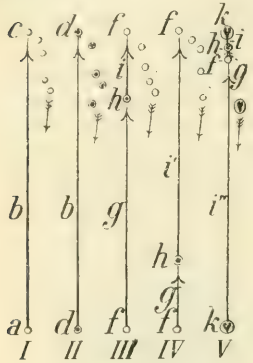


Fig. 1447. — Types de développement chez les végétaux. — I, développement direct par spores ; *a*, spore ; *b*, plante complète ; *c*, spores nouvelles. — II, développement direct par œufs (Spirogyre) ; *d*, œuf ; *b*, plante complète ; *d* (en haut), nouveaux œufs. — III-IV, développement indirect : III, Floridée, Ascomycète ou Hépatique ; *f*, diode ; *g*, tronçon sexué, prépondérant ; *h*, œuf ; *i*, tronçon diodogène court ; *f*, nouvelles diodes ; IV, Mousse ou Fougère ; le tronçon sexué ou prothalle (*g*) est relativement court. — V, Phanérogames ; *f*, macrodiode ; *g*, troncon sexué très court (endosperme) ; *h*, œuf ; *i*, début du tronçon diodogène, interrompu momentanément en *k*, graine ; *ki''* (en bas), suite du tronçon diodogène ou plante adulte.

Le protonème des Mousses, qui correspond au prothalle d'une Fougère, puisqu'il sort, comme ce dernier, d'une diode, offre bien cette différence, qu'au lieu de produire directement les anthéridies et archégones, il donne naissance préalablement à des organismes adventifs, différenciés en tiges feuillées, et communément qualifiés de plantes adultes. Ces organismes sexués rappellent ainsi la tige feuillée d'une Fougère ; mais cette dernière provient de l'œuf, et non d'une diode.

C'est en réalité le diodogone, dont la soie est comme une tige dépourvue de feuilles, mais stomatifère, qui est l'homologue d'une Fougère adulte, puisque, comme cette dernière, le diodogone procède de l'œuf.

Chez les Mousses, et plus encore chez les Hépatiques, c'est souvent l'individu sexué (protonème et tige feuillée ou thalle), issu de la diode, qui acquiert le développement prépondérant (fig. 1447, III, *g*) et aussi le plus haut degré de différenciation extérieure, tandis que l'individu diodogène, issu de l'œuf, se réduit à une tige ou *soie* sans feuilles, terminée par un unique et gros diodange.

Chez les Cryptogames vasculaires, au contraire, l'être sexué ou prothalle n'offre qu'un faible développement (IV, *g*), surtout dans les familles hétérodiodées (Hydroptéridées,...), et il

se différencie peu, puisqu'il reste à l'état de thalle purement cellulaire : la prépondérance appartient ici à l'individu diodogène ou plante adulte (*i''*), qui, seule, est vasculaire.

En partant des Muscinées les plus simples, c'est-à-dire des Hépatiques à thalle, et en s'élevant graduellement jusqu'aux Phanérogames angiospermes, par l'intermédiaire des Mousses, des Cryptogames vasculaires isodiodées et hétérodiodées, puis des Phanérogames gymnospermes (p. 1066), on constate une diminution relative de plus en plus marquée du tronçon sexué ou prothallien du corps (fig. 1447, III-V, *g*) et un développement régulièrement croissant du tronçon diodogène ou plante proprement dite (III, IV, *i* et V, *i*, *i''*), issue de l'œuf, si bien que chez les Phanérogames angiospermes, le prothalle ou endosperme (V, *g*) a à peu près disparu.

Généralité de l'anthéridie. — Les Phanérogames gymnospermes, les Cryptogames vasculaires et les Muscinées offrent le caractère commun de former leurs oosphères dans des archégones : toutes ensemble constituent le vaste groupe des *Plantes archégoniées*. Chez les Phanérogames angiospermes, les archégones manquent, par suite d'une accélération du développement, qui a conduit à une formation plus directe de l'œuf ; car la cellule prothallienne ou endospermique, qui, chez les plantes archégoniées, se différencie en archégone par une série préalable de cloisonnements, se constitue directement, sans modification, à l'état d'oosphère (p. 872).

Les anthéridies, au contraire, existent chez tous ces végétaux. Seulement, chez les Phanérogames, ils sont représentés par la forme spéciale, d'ailleurs indéhiscente, de tubes polliniques, forme liée au transport direct des anthérozoïdes jusqu'à l'oosphère chez ces plantes *siphonogames*, tandis que ce même transport s'effectue par l'intermédiaire de l'eau chez les plantes *zoïdiogames* (Cryptogames vasculaires et Muscinées), ce qui suppose une déhiscence de l'anthéridie.

Toutefois, entre les Siphonogames et les Zoïdiogames prennent place, comme termes de passage, le Ginkgo et le Cycas : ces deux Gymnospermes sont, en effet, siphonogames, puisqu'elles produisent des tubes polliniques, comme les autres Phanérogames ; mais elles sont aussi zoïdiogames, puisque leurs anthérozoïdes ciliés arrivent à l'oosphère par l'intermédiaire de l'eau (p. 907).

On verra plus loin (p. 1135) comment les Muscinées se rac-

cordent aux Thallophytes les plus élevées, c'est-à-dire aux Floridées, et, par suite, comment on se trouve conduit à la notion de l'*unité du Règne végétal*.

SECTION III

THALLOPHYTES

L'embranchement des Thallophytes comprend deux grandes classes : 1° les *Algues;* 2° les *Champignons*.

1° Algues. — Les *Algues* sont des plantes essentiellement aquatiques, ordinairement *pourvues de chlorophylle*.

Fig. 1448.

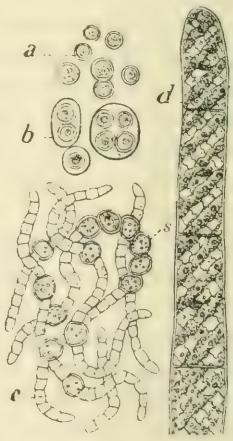


Fig. 1449.

Fig. 1448. — Thalle dichotome de Dictyote (*Dictyota dichotoma*, Algue brune).

Fig. 1449. — Thalle des Algues. — *a*, Protocoque (Algue verte unicellulaire, 0 mill. 03); *b*, Gléocystes à une, deux et quatre cellules, avec enveloppe mucilagineuse gonflée; *c*, Nostoc (Algue filamenteuse vert bleuâtre); *s*, groupe de spores, nées chacune directement d'une cellule du thalle ; *d*, portion du thalle filamenteux de la Spirogyre (Algue verte) (gr. : 150).

La chlorophylle est tantôt pure, tantôt associée à un pigment étranger, de coloration variable, qui la masque (p. 69).

La subdivision de la classe des Algues en ordres est précisément fondée sur la coloration. On distingue en effet :

1° Les Algues vertes ou *Chlorophycées* (Conferve, Spirogyre, fig. 1449, *d*);

2° Les Algues brunes ou *Phéophycées*, elles-mêmes subdivisées essentiellement en *Diatomées*, Algues silicifiées microscopiques (fig. 52), en *Phéosporées* (Laminaire, Sargasse), qui se reproduisent par zoospores, et en *Fucacées* (Fucus ou Varec, fig. 1483), qui ne se reproduisent que par œufs ;

3° Les Algues rouges ou *Rhodophycées*, ou encore, à cause de la délicatesse et de l'élégance du thalle de diverses espèces, *Floridées* (fig. 1510) ;

4° Les Algues vert bleuâtre ou *Cyanophycées*, généralement filamenteuses (Oscillaire, *Hydrocoleum*, fig. 90 ; Nostoc, fig. 1464).

Aux Cyanophycées, abondantes dans les eaux douces, se rattachent les *Bactériacées* (microbes), formes très simples et très petites, souvent unicellulaires, et presque toutes dépourvues de chlorophylle (p. 1196).

2° **Champignons.** — Les *Champignons* sont des Thallophytes toujours dépourvus de chlorophylle et d'amidon proprement dit. Ce dernier principe est remplacé chez ces plantes par des hydrates de carbone voisins, parfois bleuissables par l'iode (amyloïde, p. 116) et dont les plus répandus sont le glycogène (p. 119) et le tréhalose (p. 123).

Thallophytes ferments. — Parmi les Algues, le groupe des Bactériacées, et parmi les Champignons, le genre Levure et quelques autres, offrent des propriétés physiologiques spéciales très remarquables, qui en font les agents d'importantes transformations de substances, dites *fermentations*.

Les fermentations bactériennes et fongiques seront l'objet d'une étude spéciale (p. 1249).

Diversité des Thallophytes. — La conformation du thalle des Algues et des Champignons varie beaucoup avec les genres. De même, leur reproduction et leur développement, au lieu de s'effectuer d'une manière uniforme, comme chez les Muscinées ou chez les plantes vasculaires, offrent plusieurs modes distincts.

Aussi nous bornerons-nous, dans cette étude générale, à considérer un certain nombre de genres ou de groupes typiques de Thallophytes.

CHAPITRE PREMIER

LES ALGUES EN GÉNÉRAL

1. — Conformation. — Le *thalle* des Algues est, tantôt *cloisonné*, tantôt *continu*.

1° Algues cloisonnées. — Dans le plus grand nombre des Algues, le corps est cloisonné en cellules, et parfois aussi en articles, c'est-à-dire en éléments plurinucléés; mais la différenciation des cellules ou articles reste d'ordinaire faible. En sorte que les cloisons ont ici pour rôle essentiel, non pas d'assurer la division du travail physiologique et par suite le perfectionnement du corps, mais simplement de donner à la plante le soutien dont elle a besoin pour se développer.

a) Très souvent, les cellules sont simplement placées bout à bout en *filaments*, tantôt simples (Spirogyre, fig. 1449, *d*), tantôt rameux (Cladophore, fig. 1489). Dans le premier cas, la cellule originelle du filament ne se cloisonne au cours de sa croissance que dans une seule direction, qui est perpendiculaire à la direction d'allongement.

b) Quand le cloisonnement se fait suivant deux directions, le thalle prend la forme de *lame* (fig. 10), comme dans l'Ulve (Confervacée) ou dans le Porphyra (Floridée).

c) Ailleurs enfin, il y a trois directions au moins de cloisonnement, et le corps devient *massif*. Le thalle reste alors, tantôt simple, comme dans la Laminaire, et tantôt se ramifie, de diverses manières, comme dans les genres Halidrys, Sargasse (fig. 1454), etc., fréquemment par *dichotomies successives* (fig. 1448).

Ainsi, dans la Laminaire saccharine (fig. 1472), Algue brune, le thalle prend l'aspect d'une sorte de feuille pétiolée, longue de plusieurs mètres, fixée aux rochers par des crampons et qui exige souvent moins d'une année pour atteindre tout son développement; dans les Sargasses (fig. 1454), c'est une tige feuillée flottante, qui peut atteindre une très grande longueur.

Parfois les lames foliacées des Algues offrent une nervure médiane, d'ordinaire simple; dans la Delessérie (Floridée), les feuilles sont composées pennées, et, en outre, la nervure médiane de chaque foliole est ramifiée.

L'allongement terminal des rameaux s'opère par les cloisonnements d'*une seule cellule initiale* (Hali-

Fig. 1453.

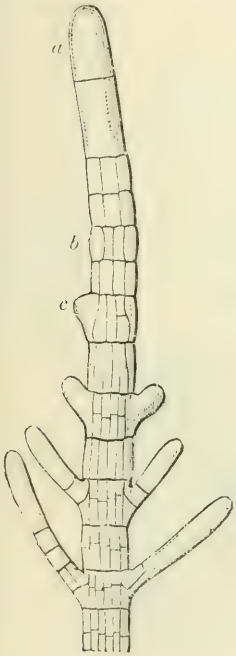


Fig. 1450.

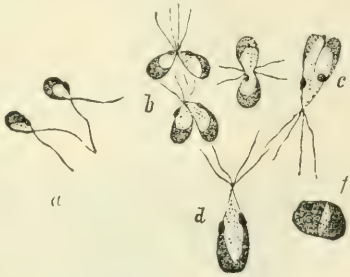


Fig. 1452.

Fig. 1451.

Fig. 1450. — Rameau de Chétoptéride (*Chætopteris plumosa*, Algue brune), montrant la cellule initiale unique (*a*), les cloisonnements longitudinaux des segments qu'elle détache derrière elle, ainsi que la formation des rameaux secondaires, aux dépens d'une seule cellule (*b*, *c*) (gr. : 200).

Fig. 1451. — Extrémité d'une branche du thalle dichotomique du Dictyote (Algue brune). — I, cellule terminale unique divisée en deux autres par une cloison médiane, origine d'une *dichotomie vraie*. — II, ébauche des deux branches de la dichotomie (gr. : 120). On voit les cloisonnements successifs des segments arqués, séparés de la cellule mère.

Fig. 1452. — Formation isogame de l'œuf du Monostrome (*Monostroma bullosum*), petite Algue verte (gr. : 300). — *a*, gamètes ciliés semblables ; *b*, leur fusion bec à bec; *c*, fusion longitudinale; *d*, fusion complète des corps ; *f*, œuf formé. (La portion du corps opposée aux cils est verte; le bec, blanc; il y a en outre un point rouge.)

Fig. 1453. — Sommet d'un rameau de thalle d'Halidrys (*Halidrys siliquosa*), montrant la cellule mère cunéiforme (*a*), et les premiers segments latéraux; ceux-ci se cloisonnent d'abord transversalement, puis longitudinalement.

drys, fig. 1453 ; Chétoptéride, fig. 1450 : Phéosporées); s'il y a dichotomie vraie (p. 260), comme dans le Dictyote (Phéosporée, fig. 1451), la cellule terminale se dédouble par une

cloison longitudinale médiane (*I*) pour constituer les cellules mères des deux rameaux (*II*).

2° **Algues continues : Siphonées.** — Les Algues non cloisonnées sont tantôt *unicellulaires*, c'est-à-dire pourvues d'un seul noyau (Protocoque, fig. 1449, *a*), tantôt parsemées de noyaux dans leur protoplasme, ce qui en fait des segments ou articles (fig. 1456).

Ce dernier cas est celui des *Siphonées* (Algues vertes). La Vauchérie (fig. 1492), par exemple, forme sur la terre humide ou dans l'eau douce de petites touffes de filaments rameux, longs de plusieurs centimètres. A l'état végétatif, on n'observe chez ces Algues aucune cloison ; mais il s'en produit nécessairement au moment de la reproduction, pour l'isolement des

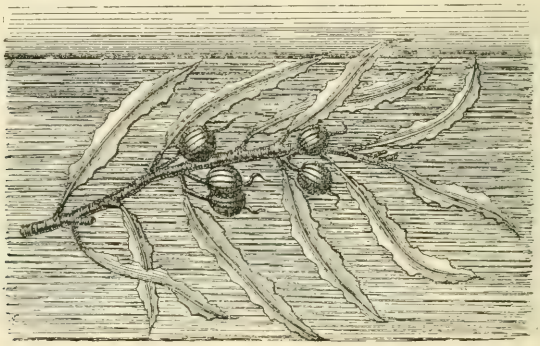


Fig. 1454. — Sargasse nageant ou Raisin des tropiques (*Sargassum natans*, Phéosporée) : la tige feuillée porte des flotteurs arrondis.

portions de thalle, qui sont destinées à constituer de nouveaux individus.

Malgré leur structure continue, qui est une marque d'imperfectibilité, certains genres de Siphonées offrent une différenciation et une anisotropie (p. 449) remarquables, ainsi, d'ailleurs, qu'une assez grande taille. Ainsi, le genre marin Caulerpe (*Caulerpa prolifera*, fig. 1457) comprend une sorte de rhizome tubuleux, d'où se détachent des rhizoïdes vers le bas et des expansions foliacées, à lobes successifs, vers le haut. L'absence de cloisons est ici compensée quelque peu par la présence, çà et là, à l'intérieur du corps, de nombreux filaments cellulosiques transversaux enchevêtrés, émanés de la paroi et qui contribuent à donner au corps le soutien nécessaires

Taille des Algues. — Parmi les Algues les plus petites et en même temps les plus simples, on peut citer les Bactériacées (p. 1196) et les Protococcacées ; ces dernières appartiennent au groupe des Algues lichéniques (p. 703).

Fig. 1455.

Fig. 1456.

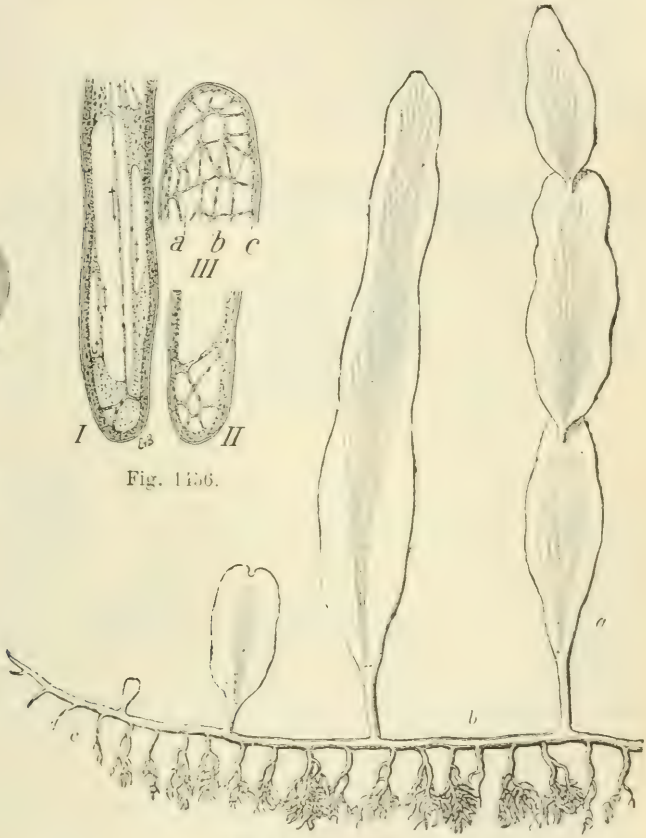


Fig. 1457.

Fig. 1455. — Valonie (*Valonia utricularis*, Siphonée). Algue marine verte, à structure continue (grand. nat.).

Fig. 1456. — Structure du Caulerpe, Algue continue ci-contre. — I, sommet de rhizoïde, montrant la couche continue de protoplasme pariétal, avec chloroleucites et noyaux, et les filaments intérieurs en réseau, baignés de suc. Les flèches indiquent le mouvement actuel du protoplasme. — II, même sommet à un autre moment. — III, sommet de lame foliacée ; *a*, suc ; *b*, réseau protoplasmique ; *c*, protoplasme pariétal avec chloroleucites (Janse).

Fig. 1457. — Caulerpe (*Caulerpa prolifera*, Siphonée). Algue marine continue (grand. nat.). — *a*, lames foliacées successives, simples à gauche ; *b*, rhizome rampant ; *c*, rhizoïdes rameux.

Les Protocoques (*Protococcus*) consistent en une simple sphérule microscopique verte, unicellulaire (fig. 1449, *a*), ne se cloisonnant qu'au

moment de la reproduction, laquelle s'opère par zoospores et par œufs. Les Protocoques forment en grande partie le revêtement vert pulvérulent, qui, à la longue, couvre les troncs d'arbres.

Parmi les Algues de grande taille, on remarque les Laminaires (fig. 1472), dont la lame, simple ou digitée selon l'espèce, peut atteindre plusieurs mètres de longueur. Quelques autres Algues brunes marines, toutes flottantes (Sargasse, fig. 1454), acquièrent jusqu'à des centaines de mètres de développement, dimension à laquelle n'arrivent que de rares végétaux terrestres (p. 262). Dans le Macrocyste (Phéosporée), par exemple (fig. 1458, *A*), la tige, en forme de cordon cylindrique, fixée au

Fig. 1458 et 1459. — *A*, thalle de Macrocyste porte-poire (*Macrocystis pyrifera*, Phéosporée), à nombreux flotteurs à la base des feuilles (longueur : 200-300 mètres). — *B*, Néréocyste, autre Phéosporée, à flotteur unique (très réduite).

fond, est bordée dans sa portion flottante de longues lames foliacées, munies chacune à leur base d'un flotteur; le genre Néréocyste (*B*), autre Phéosporée, porte toutes ses folioles sur l'unique et gros flotteur terminal.

2° Structure des Algues. — Considérons spécialement ici les Laminaires, Algues phéosporées, chez lesquelles la différenciation histologique est portée à un haut degré.

Le thalle s'accroît indéfiniment par la portion supérieure de la tige ou stipe (fig. 1472, *a*), dans la zone où ce dernier confine à la lame ; cette croissance est assez rapide pour qu'une Laminaire comestible (*Laminaria esculenta*) atteigne deux mètres en six mois. Dans certaines espèces (*Laminaria Cloustoni*), la lame est soumise à un renouvellement annuel : à cet effet, chaque année, la zone génératrice transverse produit vers le bas un nouveau tronçon de tige, et vers le haut une nouvelle lame, qui porte pendant quelque temps la lame ancienne à son extrémité ; après quoi, cette dernière se détache.

La section transversale de la tige présente à considérer : 1° un *cylindre central*, formé de cellules allongées, associées en filés, parmi lesquelles certaines offrent des *cloisons transverses criblées* ; 2° un *manchon cortical* brun de cellules isodiamétriques, pourvues de nombreux leucites bruns ou phéoleucites ; l'assise superficielle est fortement cutinisée.

L'écorce est parsemée d'un réseau de *canaux sécréteurs*

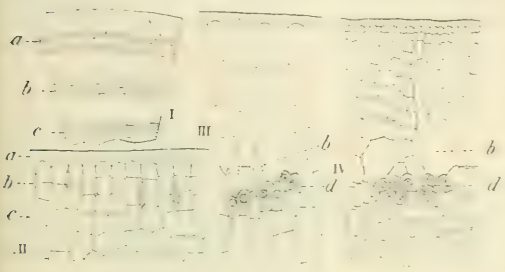


Fig. 1460.

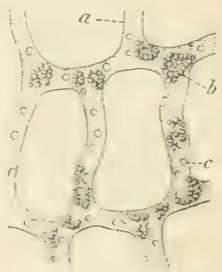


Fig. 1461.

Fig. 1460. — Canaux mucifères de la Laminaire (*Laminaria Cloustoni*). — I, coupe transversale de la tige, au-dessous du point végétatif ; *a*, cercle de canaux mucifères ; *b*,*c*, couches concentriques d'accroissement. — II, coupe longitudinale à la base du point végétatif ; *a*, cuticule épaisse ; *b*, méats originels des canaux ; *c*, parenchyme. — III, *d*, cellules sécrétrices contre la paroi des méats (*b*). — IV, coupe transversale de la lame adulte ; *b*, branche du réseau mucifère, avec prolongement vers la surface (*voir* I, *a*) ; *d*, groupes de cellules sécrétrices (Guignard).

Fig. 1461. — Portion, isolée et vue d'en haut, du réseau de canaux mucifères de la lame adulte d'une Laminaire. — *a*, branches du réseau ; *b*, groupes de cellules sécrétrices ; *c*, section des prolongements étroits, dressés vers l'épiderme (voir fig. 1460, I, *a*) (Guignard).

(fig. 1461), dans lesquels s'accumule une substance mucilagineuse ; ils ne manquent qu'au niveau de la zone génératrice.

Dans la lame, chaque face possède un réseau de canaux mucifères ; mais les deux réseaux restent indépendants l'un de l'autre.

Selon les espèces, les canaux existent à la fois dans la tige et dans la lame, ou seulement dans l'un des deux organes ; parfois aussi ils manquent entièrement. Ces différences interviennent dans la classification des Laminariées.

Chez diverses Algues (Laminaire, Fucus, fig. 1465), la couche moyenne des membranes (*a*) est fortement épaissie et gélifiée. Ce mucilage constitue notamment la *gélose*, employée comme substratum dans la culture des Bactériacées ; il existe d'ailleurs fréquemment aussi à la surface (fig. 1462 et 1464).

Canaux sécréteurs des Laminariées. — Le développement des canaux sécréteurs des Laminariées, que l'on peut suivre dans le méristème adjacent à la zone génératrice, est tout particulier.

Fig. 1462. — Gléocapse (Algue cyanophycée) (très grossie). — *a*, mucilage hyalin ; *b*, membrane cellulosique ; *c*, individus à deux et quatre cellules.

Leur première ébauche (fig. 1460, II) consiste en une fente étroite (*b*), provenant çà et là de la gélification de la lame moyenne des membranes des cellules épidermiques. Comme ces dernières s'allongent radialement et se cloisonnent au fur et à mesure, tangentiellement, pour détacher de nouvelles assises, qui épaississent la tige, les méats, bientôt allongés en petites poches, paraissent de plus en plus enfoncés dans le parenchyme cortical.

On voit alors se constituer à leur base, par un cloisonnement de cellules plus profondes, un petit groupe de cellules arrondies, à contenu plus dense (III, *d*), qui ne sont autres que les cellules sécrétrices. En même temps que ces cellules se multiplient (IV), les poches (*b*) s'anastomosent entre elles pour constituer un réseau ; plus tard, elles émettent radialement des diverticules, qui se prolongent jusqu'au voisinage de la surface (fig. 1460, I, *a*).

Fig. 1463 et 1464.

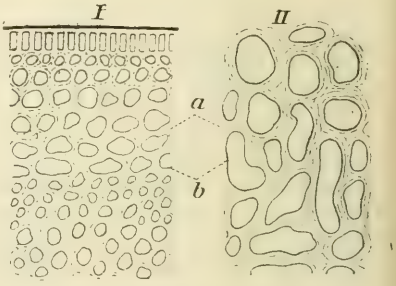


Fig. 1465 et 1466.

Fig. 1463 et 1464. — I, Nostoc entier. — II, filament du même dans sa couche de gelée ; *a*, cellules spéciales, dites hétérocystes ; *b*, cellules normales ; *c*, gelée dépendant de la membrane.

Fig. 1465 et 1466. — I, coupe transversale du thalle du Fucus vésiculeux ; II, portion grossie. — *b*, membrane ou lame cellulosique interne ; *a*, lame moyenne, gélifiée et gonflée.

Lorsque le développement est achevé, les cellules glandulaires se montrent çà et là agglomérées dans les canaux en amas (fig. 1461, *b*), en forme de nacelle, de couronne ou de cupule. C'est là, on le voit, une dispositiontoute spéciale de tissu sécréteur, à ajouter aux formes antérieurement décrites pour les plantes vasculaires (p. 190).

REPRODUCTION ET DÉVELOPPEMENT DES ALGUES

1° Modes : spores et œufs. — La reproduction chez les Algues se fait presque toujours de deux manières :

1° Par *spores*, simples cellules neutres, tantôt immobiles (*spores proprement dites :* Floridées, fig. 1506, *a*), tantôt douées du mouvement ciliaire (*zoospores :* Laminaire,... fig. 1469) ; en germant, une spore (fig. 1505, II) donne naissance, plus ou moins directement, comme l'on verra, à une nouvelle plante. C'est là *reproduction asexuée* ou *multiplication* (p. 757) :

2° Par *œufs*, cellules nouvelles, nées de la fusion ou *conjugaison* de deux gamètes (fig. 1452), qui, isolément, sont

Fig. 1467.

Fig. 1468.

Fig. 1467. — Bryopse plumeux (*Bryopsis plumosa*, Siphonée), Algue verte non cloisonnée, en forme de tube dressé, ramifié en touffe (grandeur nat.).

Fig. 1468. — Udotée (*Udotea cyathiformis*, Siphonée), Algue verte continue, en forme de lame pédonculée (grand. nat.).

incapables de développement. C'est alors la *reproduction proprement dite* (p. 759).

Les gamètes sont parfois semblables, du moins dans leur conformation extérieure ; mais, sans une différenciation sexuelle intime, on ne comprendrait pas pourquoi le produit de la fusion de deux gamètes participe de propriétés nouvelles, évolutives, alors que les deux composants sont incapables de développement. Dans ce cas, il y a *reproduction par isogamie*. Les gamètes peuvent d'ailleurs être immobiles, plus exactement, n'être doués de mouvement, alors amiboïde, qu'au moment de leur fusion (Spirogyre, fig. 1482), ou ciliés (Hydrodicte, fig. 1491 ; Monostrome, fig. 1452), auquel cas ils offrent souvent la même forme que les zoospores des plantes correspondantes, avec lesquelles il importe de ne pas les confondre.

Ailleurs, au contraire, les gamètes des deux sexes sont très différenciés ; le gamète mâle se constitue en anthérozoïde mobile, cilié, et le gamète femelle en oosphère immobile (Fucus, fig. 1486, II) : il y a alors *hétérogamie*.

Parmi les Algues qui ne se reproduisent que par spores ou zoospores, on peut citer respectivement les Bactériacées (p. 1109) et la plupart des Phéosporées (Laminaire); parmi celles pourvues seulement d'œufs, les Conjuguées, Algues filamenteuses vertes (Spirogyre, Mésocarpe) (fig. 1479), et les Fucacées, Algues brunes (Fucus, p. 1117).

Fig. 1469. — *a-f*, divers types de zoospores; *a*, de Physarum (Myxomycète *b* à *f*, zoospores d'Algues; *b*, de Monostrome (en noir, partie verte et point rouge; bec blanc); *c*, d'Ulothrix; *d*, d'Œdogone; *f*, de Vauchérie (gr. : 150). — *g*, gamètes ciliés inégaux de la Cutlérie (Phéosporée) ; à gauche, gamète femelle ou oosphère ; à droite, gamète mâle ou anthérozoïde, plus petit.

La formation des spores et des œufs est soumise, chez les Algues comme chez les Champignons, à un ensemble déterminé de *conditions externes*, souvent fort différentes, dans une même plante, pour ces deux sortes de cellules reproductrices. On en donnera des exemples à propos de la Vauchérie (p. 1122), de l'Hydrodicte (p. 1120) et de la Spirogyre (p. 1111).

2° Développement direct ou indirect du corps. — 1° *Spores.* — En règle générale, les spores et zoospores des Algues germent en produisant directement une nouvelle plante sporifère, semblable à celle qui leur a donné naissance (fig. 1447, I). Le corps y est donc continu, tout d'une venue; en d'autres termes, le *développement* est *direct*.

2° *Œufs.* — Les œufs, eux, se développent, selon les genres, de deux manières.

Tantôt ils donnent directement naissance à de nouvelles plantes sexuées (Spirogyre, Fucus, fig. 1447, II) ; tantôt ils se bornent à produire un premier tronçon, ordinairement très court (III, *i*), lequel, après un certain temps de développement, détache un groupe d'éléments immobiles ou ciliés, de l'aspect des spores ou zoospores, et ce sont ensuite ces corpuscules intermédiaires qui s'accroissent chacun en un nouveau tronçon sexué (III, *g*) (*voir aussi* p. 9 et 760).

Dans ce dernier cas, le *développement* de l'œuf est *indirect*, et le corps total comprend deux tronçons, séparés par des *spores* ou *zoospores de passage*, entièrement comparables aux diodes des plantes jusqu'ici étudiées et que nous désignerons conséquemment du même nom. Le petit tronçon, issu de l'œuf, produit, en d'autres termes, selon le cas, un *diodange* avec diodes immobiles, ce qui est le cas des Floridées (fig. 1510), ou un *zoodiodange* avec *zoodiodes*, cas réalisé par l'Œdogone et le Bulbochète (fig. 1505).

Chez les Floridées, le tronçon diodogène (fig. 1510, III, *g*) offre un développement assez notable, quoique faible par rapport au tronçon sexué ; ce même tronçon reste au contraire rudimentaire dans les genres Œdogone et Bulbochète, puisqu'il se réduit à l'œuf à peine accru (fig. 1505, *d*), dont le contenu s'est intégralement subdivisé en quatre zoodiodes, germes d'autant de nouveaux tronçons sexués.

1. — Reproduction par spores seulement. — Les spores sont immobiles chez les Cyanophycées, c'est-à-dire chez les Bactériacées et Nostocacées (fig. 1471) ; au contraire mobiles chez les Phéosporées, comme la Laminaire.

1° Spores immobiles. — *a*) Pour former leurs spores, les cellules des Bactériacées (fig. 1470), qu'elles soient isolées ou associées en filaments, concentrent leur matière protoplasmique active dans leur région centrale, puis l'enveloppent d'une membrane, en résorbant au préalable les substances nutritives qu'elles renfermaient en imprégnation ou en dissolution : les spores sont, comme à l'ordinaire, *endogènes*.

Spores du Bacille amylobacter. — Dans le Bacille amylobacter (v. *fermentation butyrique*), par exemple, l'aliment de réserve est de l'amyloïde, hydrate de carbone directement bleuissable par l'iode, comme l'amidon, mais amorphe ; tantôt cette substance imprègne uniformément le protoplasme, tantôt elle se localise à l'une des extrémités de la cellule.

Une fois condensé (fig. 1470, *g*), le globule protoplasmique central s'enveloppe d'une membrane cellulosique, qui bientôt se différencie en deux couches, et la spore est constituée. Il y a là, en somme, une simple *rénovation cellulaire totale* (p. 46), c'est-à-dire constitution d'une nouvelle cellule, aux dépens du contenu de la cellule ancienne. On voit qu'il ne se produit qu'une seule spore par cellule, et toutes ou presque toutes les cellules peuvent prendre part à leur formation. Au bout d'un temps plus ou moins long, la membrane périphérique se détruit, mettant la spore en liberté.

Lorque les conditions de milieu, nécessaires à la germination, sont réalisées (fig. 1470, *i*), la membrane intérieure ou *endospore* crève la membrane extérieure ou *exospore*,

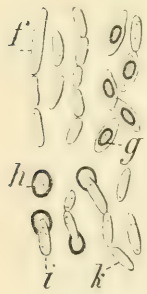


Fig. 1470.

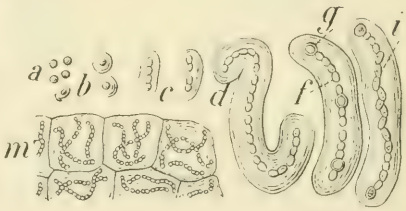


Fig. 1471.

Fig. 1472.

Fig. 1470. — Bacille amylobacter. — *f*, divers états; *g*, formation des spores; *h*, spore isolée; *i*, germination; *k*, nouveaux Bacilles (gross. : 1800).

Fig. 1471. — Leuconostoc (*Leuconostoc mesenteroides*, Cyanophycée). — *a*, spores, dont une en germination; *b*, deux individus unicellulaires, entourés de mucilage; *c*, *d*, multiplication cellulaire; *f*, cellules normales, incolores, du filament; *g*, hétérocystes; *i*, chapelet de spores exogènes; *m*, fragment d'une colonie gélatineuse (gr. : 450) (Van Tieghem).

Fig. 1472. — Laminaire sucrée (*Laminaria saccharina*) (3 m.). — *ff*, bande sombre médiane, où naissent les zoospores; *a*, zone d'accroissement.

plus résistante, et constitue directement, en s'accroissant, une cellule semblable à celle dont procédait la spore, à moins que des changements suffisamment profonds ne surviennent dans la composition du milieu nutritif, ce qui entraîne un polymorphisme parfois très remarquable (v. *Bactériacées*).

b) Chez les Nostocacées (fig. 1471), les spores (*i*), au lieu

d'être endogènes, sont directement constituées par certaines cellules épaissies du thalle, qui acquièrent une forme à peine différente de celle des cellules végétatives : elles sont *exogènes*.

Culture — On verra plus loin en détail quelles conditions particulières exige la production des spores chez les Bactériacées, et quelles autres conditions en empêchent la formation (p. 1212).

2° **Zoospores.** — Dans la Laminaire (fig. 1472), plante qui n'élabore pas non plus de gamètes, contrairement à diverses autres Phéosporées, qui se reproduisent en outre sexuellement (Ectocarpe,...), les zoospores naissent le long de la région axile de la lame (*f*), à l'intérieur des cellules superficielles médianes, renflées en papilles ovoïdes et entremêlées de poils protecteurs ou paraphyses. Le contenu cellulaire se divise en une file de petits corpuscules ovoïdes, qui s'échappent par une ouverture du sommet et se mettent aussitôt à nager librement dans l'eau ambiante.

Ces zoospores sont pyriformes (fig. 1484, *c*) : leur bec est blanc et pourvu sur le côté d'un point rouge ; leur corps, renflé, est brun-olivâtre. Au niveau du point rouge sont insérés deux cils vibratiles, dirigés l'un en avant, l'autre en arrière, et qui font respectivement office de rame et de gouvernail.

Après une certaine période de mouvement, les zoospores s'arrêtent, se fixent par leur bec, perdent leurs cils et s'entourent d'une membrane cellulosique, ce qui en fait des spores immobiles; après quoi, elles se développent directement en un nouveau thalle.

2. — Reproduction par œufs seulement. — Chez les Conjuguées, Algues vertes filamenteuses d'eau douce (Zygnème, fig. 1475 ; Mésocarpe, fig. 1479, II ; Spirogyre, fig. 1473), et chez les Fucacées, Algues brunes marines, la reproduction est exclusivement sexuée, et isogame dans la première de ces deux familles, hétérogame dans la seconde. Les Fucacées diffèrent par là nettement des Phéosporées (p. 1099).

1° **Œufs par isogamie : Spirogyre.** — *a. Thalle.* — Les Spirogyres (fig. 1482) sont des Conjuguées communes dans les étangs, les bassins, etc. ; elles se présentent sous la forme d'amas de filaments verts, de 10 à 15 centimètres de longueur, souvent amenés à la surface de l'eau par les bulles d'oxygène qu'elles dégagent au soleil.

Les *cellules* (fig. 1473), très développées dans certaines espèces et placées bout à bout en filaments simples, renfer-

Fig. 1473 et 1474.

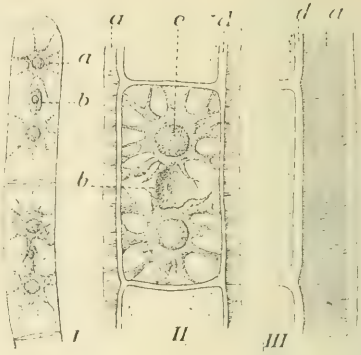


Fig. 1475 à 1477.

Fig. 1473 et 1474. — I, deux cellules d'un filament de Spirogyre, avec noyau au centre et deux rubans verts spiralés. — II, cellule plus grossie d'une autre espèce; *a*, pyrénoïde avec couronne de granules d'amidon; *b*, membrane; *c*, protoplasme pariétal; *d*, ruban chlorophyllien; *f*, noyau, entouré de protoplasme et de bandelettes rayonnantes (gr. : 500) (Schmitz).

Fig. 1475 à 1477. — Zygnème (*Zygnema cruciatum*). — I, filament de l'Algue; *a*, chloroleucite étoilé, avec pyrénoïde; *b*, noyau (gr. : 250). — II, cellule grossie : *a*, couche mucilagineuse superficielle; *c*, pyrénoïde du chloroleucite; *d*, membrane cellulosique. — III, membrane grossie, montrant les stries du mucilage (*a*) (Pfeffer).

ment, dans leur couche protoplasmique pariétale incolore, un ou plusieurs rubans verts, disposés en spirale (II, *d*). Le noyau.

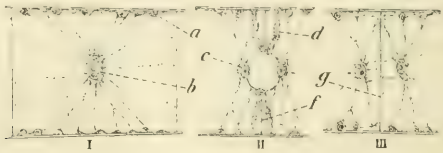


Fig. 1478. — Cloisonnement cellulaire chez les Spirogyres. — I, cellule avant le cloisonnement (en coupe optique); *a*, protoplasme pariétal et rubans chlorophylliens; *b*, noyau central et bandelettes protoplasmiques. — II, *c*, noyau dédoublé et vacuole intermédiaire; *d*, ruban vert; *f*, cloison cellulosique annulaire, s'avançant vers le centre. — III, *g*, cloison complète.

en forme de disque biconvexe (fig. 1482, *h*), est central et rattaché au protoplasme périphérique par des filaments délicats.

qui limitent de larges vésicules, remplies de suc (fig. 1478, I) ; son substratum réticulé renferme un ou deux nucléoles.

Dans les rubans verts sont disséminés des cristalloïdes incolores, dits *pyrénoïdes* (fig. 1473, II, *a*), à contour plus ou moins nettement polyédrique, et enveloppés chacun d'une couronne de granules amylacés. Ces derniers disparaissent facilement pendant le séjour de la plante à l'obscurité ; mais ils reparaissent, et avec eux le dégagement d'oxygène, dès que la lumière exerce de nouveau son action (p. 588).

Lors du cloisonnement cellulaire, les cloisons transversales, au lieu de se constituer, comme à l'ordinaire, en une seule fois, après la bipartition du noyau, apparaissent à la périphérie sous forme d'un anneau (fig. 1478, II, *f*), qui s'accroît ensuite vers le centre et finit par se fermer (III, *g*), en refoulant peu à peu devant lui le corps protoplasmique.

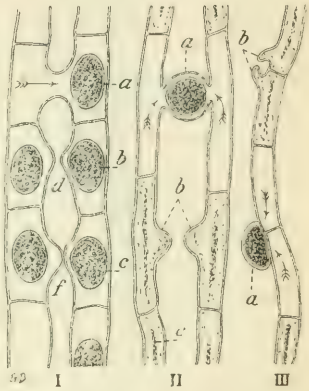


Fig. 1479 à 1481. — Formation de l'œuf par isogamie. — I, Spirogyre (*Spirogyra varians*) ; *a*, œuf, entouré d'une membrane de cellulose ; *b*, gamètes qui ne se sont pas fusionnés, faute d'achèvement du pont (*d*) et qui se sont constitués à l'état de simples spores ; *f*, pont formé, mais non perforé ; *c*, gamètes devenus spores (Klebs). — II, Mésocarpe (*Mesocarpus parvulus*) ; *a*, œuf ; *b*, protubérances des deux cellules, préludant à sa formation ; *c*, lame chlorophyllienne axile (vue de profil). — III, Mésocarpe (*Mesocarpus pleurocarpus*) ; *a*, œuf, formé latéralement ; *b*, début de sa formation.

b) *Formation des œufs.* — La *formation des œufs* a lieu normalement vers le commencement de l'été, en mai.

Dans des filaments voisins (fig. 1482), deux cellules, placées en regard, poussent l'une vers l'autre deux protubérances (fig. 1479, II, *b*), qui bientôt se rencontrent (fig. 1482, *c*) et se constituent à l'état de canal de communication (*i*) entre les deux cellules, par suite de la gélification des membranes au contact.

Pendant ce temps, le contenu figuré tout entier, protoplasme, chloroleucites spiralés et noyau, se concentre au milieu de chaque cellule, en expulsant de l'eau, et passe à l'état de corps sphérique ou elliptique (*d*), selon les espèces, d'aspect uniformément vert, sauf à la périphérie, où subsiste une pellicule entièrement incolore. Toutefois, les rubans chlo-

rophylliens, inutiles à la formation de l'œuf, se trouvent refoulés vers la surface, contre la lame hyaline.

Ces deux corps protoplasmiques ne sont autres que les gamètes : chez les Spirogyres, ils se produisent successivement. Le premier gamète formé s'engage dans le canal de communication (*i*) et va s'unir à l'autre, de son propre mouvement, et peut-être aussi attiré par lui : ainsi se forme l'œuf (*g*), par simple fusion de deux contenus cellulaires semblables, en un mot par conjugaison proprement dite, d'où le nom de la famille, et aussi celui de *zygote*, appliqué quelquefois à l'œuf.

Aussitôt formé, l'œuf s'entoure d'une membrane de cellulose et se colore peu après en brun ; son volume ne dépasse guère celui d'un des gamètes composants.

Dans un couple donné de filaments, toutes, ou presque toutes les paires de cellules qui se font face, peuvent de la sorte donner lieu à un œuf, auquel cas les deux filaments offrent, pendant la conjugaison, l'apparence d'une échelle, à cause des tubes transversaux d'union. Généralement aussi, les œufs se forment tous du même côté (fig. 1482), et alors l'un des filaments, qui peut être qualifié de mâle, se vide entièrement au moment de la reproduction, tandis que l'autre renferme les œufs. Il n'est pas rare toutefois que les filaments de Spirogyre soient mixtes, c'est-à-dire que certains œufs se forment à droite, et d'autres à gauche.

Dans les cellules sexuelles, la pression de turgescence, déterminée comme il a été dit antérieurement (p. 406), est toujours plus faible que dans les cellules restées à l'état végétatif : la contraction du corps protoplasmique est donc bien corrélative d'une expulsion d'eau.

Variations dans la formation de l'œuf chez les Conjuguées. — Bien que les gamètes des Spirogyres soient morphologiquement semblables, une ébauche de sexualité n'en résulte pas moins du fait de la mobilité de l'un d'eux, qui est le gamète mâle, le gamète femelle restant immobile.

Toutefois, dans d'autres genres de Conjuguées, comme le Zygogone et le Mésocarpe, les deux gamètes se forment en même temps, sont tous deux mobiles et en outre font le même chemin pour s'unir ; l'œuf se forme alors dans les tubes de communication (fig. 1479, II), entre les filaments vidés, et il n'y a plus aucune sexualité apparente.

Il arrive aussi que la conjugaison s'opère entre deux cellules contiguës du même filament, grâce à un canal de communication, établi latéralement (fig. 1479, III). D'ailleurs, plusieurs modes peuvent se rencontrer dans un seul et même genre (Mésocarpe, II, III).

c) Développement des œufs. — A la longue, les œufs s'isolent

des filaments au sein desquels ils ont pris naissance par la décomposition des membranes de ces derniers; ils passent plusieurs mois à l'état de vie latente.

Au printemps suivant, ils germent : la membrane intérieure cellulosique perce la membrane externe résistante à l'extré-

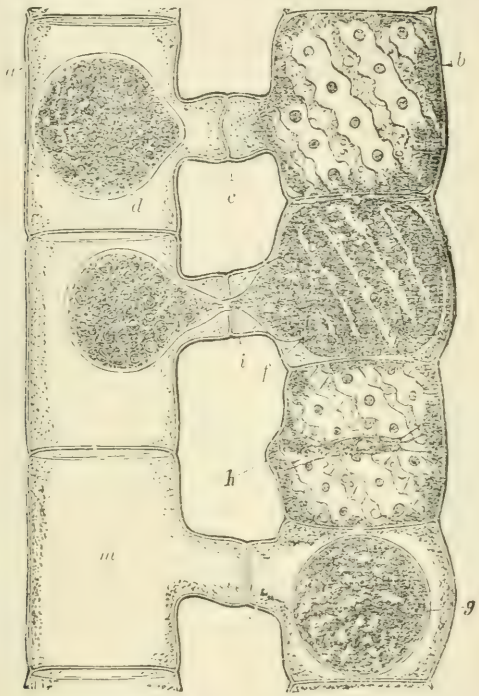


Fig. 1482. — Formation de l'œuf de la Spirogyre. — *a*, cellule mère du gamète (*d*), à membrane hyaline; *b*, cellule encore normale; *c*, cloison du tube de communication, non encore résorbée; *f*, commencement de contraction du contenu; *i*, le gamète de gauche passe en s'étirant; *h*, début d'un tube; on voit le noyau au centre de la cellule; *g*, œuf; *m*, cellule vide de son gamète (gr. : 300).

mité du grand axe, et s'accroît en un tube, à l'extrémité duquel reparaissent de nouveau distinctement les rubans chlorophylliens, dont les tours étaient restés jusqu'alors serrés les uns contre les autres; après quoi, le cloisonnement transversal de cette première cellule reconstitue directement une nouvelle Spirogyre, sans aucune intercalation de diodes. Seule, la portion basilaire du filament reste incolore.

Culture. — Lorsqu'on conserve des Spirogyres dans des cristallisoirs remplis d'eau, en vue d'observer leur reproduction, les zygotes ne se cons-

tituent que très difficilement, si la plante est maintenue à l'ombre et au frais (*Spirogyra inflata*), et *pas du tout à l'obscurité*.

Par contre, on favorise leur développement, en transportant les filaments stériles, de l'eau ordinaire où ils se trouvaient jusqu'alors, dans de l'eau sucrée à 2-4 p. 100 et en les exposant au soleil. On peut y arriver aussi en se contentant de leur enlever presque toute l'eau qui les baigne et en insolant la culture dans cet état; mais on a alors à craindre le développement d'un Champignon parasite rouge, voisin des Chytridiacées, la Vampyrelle, qui n'apparaît pas dans l'eau sucrée.

Les solutions nutritives, même étendues, gênent ou arrêtent la production des œufs. Cette action retardatrice se manifeste déjà avec une solution à 0,1 p. 100 du mélange salin suivant :

Nitrate de calcium, 4 gr. ; nitrate de potassium, 1 gr.; phosphate de potassium, 1 gr. ; sulfate de magnésium, 1 gramme.

Formation de spores par arrêt du développement de l'œuf. — Lorsque les conditions ambiantes ne sont pas favorables, il arrive que les deux protubérances des cellules mères n'arrivent pas au contact (fig. 1479. I. *d*). Dans ce cas, les deux gamètes (*b*), une fois formés, s'entourent néanmoins d'une membrane de cellulose et germent plus tard, comme les œufs ou zygotes (*a*), dont ils offrent du reste la forme et la couleur : il y a alors *apogamie*. Ce sont là de simples *spores*, puisqu'elles se développent directement en une plante complète, sporifère ou ovifère, selon le cas ; la possibilité de leur développement montre nettement que, chez ces plantes, la différenciation intime des gamètes est des plus faibles. Même, une espèce de Spirogyre, la Spirogyre admirable (*Spirogyra mirabilis*), ne constitue jamais d'œufs, mais simplement des spores.

On qualifie parfois ces spores particulières des Spirogyres, dites encore *azygospores*, de parthénogénétiques, comme provenant du développement direct d'un gamète, c'est-à-dire d'une cellule sexuelle, ou du moins d'une cellule qui aurait pu se comporter comme telle, sans l'influence retardatrice qui s'est opposée à la formation du pont. Mais en réalité, on ignore si la différenciation en gamète est effective et, par suite, s'il y a véritablement parthénogénèse.

Culture. — Pour provoquer *expérimentalement* la formation des azygospores, il suffit de cultiver l'Algue dans une solution sucrée à 4-6 p. 100. A cette concentration, la croissance n'est pas suspendue ; les deux protubérances cellulaires se produisent encore et peuvent même se rejoindre et ébaucher le pont, mais les corps protoplasmiques condensés s'entourent directement d'une membrane, sans se fusionner.

Les filaments végétatifs déposés sur l'agar-agar (*gélose*) au soleil produisent en même temps des azygospores et des zygotes normaux.

2° Œufs par hétérogamie : Varec. — Chez les Fucacées (Varec, Sargasse), le gamète mâle est un anthérozoïde à deux cils, et le gamète femelle une oosphère immobile.

Dans un Varec ou Fucus, les gamètes prennent naissance dans les renflements terminaux des rameaux du thalle, de couleur olivâtre (fig. 1483, *a*). Ces renflements sont creusés de petites poches ovoïdes ou *conceptacles* (fig. 1487), tapissés de nombreuses paraphyses protectrices, dont quelques-unes sortent parfois en touffe par l'orifice extérieur.

Parmi ces paraphyses se trouvent, groupés près de l'orifice du conceptacle, des filaments rameux fertiles, qui produisent chacun un certain nombre d'*anthéridies* (fig. 1486, *b*) ;

Fig. 1483.

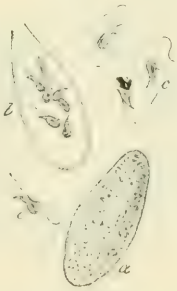


Fig. 1484.

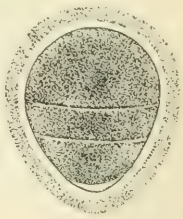


Fig. 1485.

Fig. 1483. — Fragment de thalle de Varec vésiculeux (*Fucus vesiculosus*). — *a*, renflement terminal, couvert de petits mamelons, dont la dépression centrale correspond à l'ouverture d'un conceptacle intérieur reproducteur ; *b*, flotteur ; *c*, thalle dichotome (grand. nat.).

Fig. 1484. — *a*, anthéridie mûr de Fucus, isolé ; *b*, sortie des anthérozoïdes ; *c*, anthérozoïdes libres (gross. 150).

Fig. 1485. — Œuf accru de Fucus vésiculeux, présentant les deux premières cloisons transversales ; tout autour, couche de mucilage.

ceux-ci sont d'abord de simples cellules ovales, sortes de rameaux unicellulaires des filaments. A leur intérieur prennent naissance, après multiplication du noyau et différenciation du protoplasme, 64 cellules mères d'autant d'anthérozoïdes, qui s'en échappent par éclatement de la paroi et nagent dans l'eau ambiante (fig. 1484). Ces anthérozoïdes (fig. 1486 *bis*) sont pyriformes et munis latéralement d'un corpuscule rouge orange, d'origine cytoplasmique (*c*), qui forme relief, et contre

lequel sont attachés les deux cils vibratiles : le cil antérieur (*a*), relativement court, sert de rame ; l'autre notablement plus allongé, agit comme gouvernail. Le corps (*d*) renferme un noyau. Ils nagent en tournant sur eux-mêmes, tout en s'avançant suivant leur axe, d'un mouvement de tire-bouchon. Dans les thalles de Varec mûrs, retirés hors de l'eau, les anthérozoïdes qui s'amassent à l'orifice des conceptacles y forment une sorte de gelée de teinte orange.

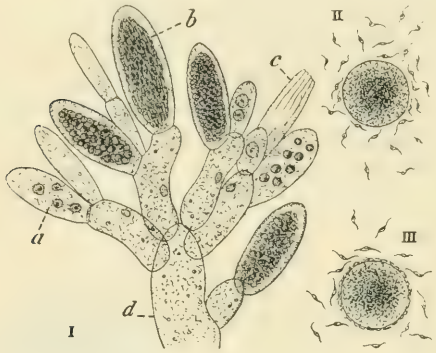


Fig. 1486.

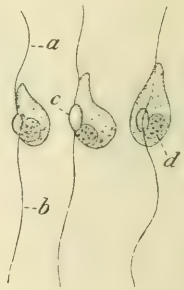


Fig. 1486 *bis*.

Fig. 1486. — I, anthéridie du Fucus (*Fucus serratus*) ; *d*, poil rameux, portant de nombreux anthéridies à divers états ; *a*, début de la division du noyau dans la cellule mère ; *b*, anthéridie mûr ; *c*, vide (gr. : 150) (Guignard). — II, anthérozoïdes nageant autour d'une oosphère brune. — III, *id.*, les anthérozoïdes couvrent la surface de l'oosphère et la font tourner.

Fig. 1486 *bis*. — Anthérozoïdes du *Fucus serratus*. — *a*, cil antérieur; *b*, cil postérieur; *c*, éminence rouge, portant les cils; *d*, noyau (gr. : 800) (Guignard).

Dans les mêmes conceptacles à anthéridies, chez les espèces hermaphrodites, comme le Varec platycarpe (*Fucus platycarpus*), d'autres filaments, qui occupent le fond du conceptacle, se différencient en organites femelles ou *oogones* (fig. 1487, *c*), supportés par un pied unicellulaire court et pourvus chacun à la maturité de *huit oosphères* brunes et relativement grosses. Ces oosphères s'échappent toutes ensemble dans le conceptacle, encore enfermées sous une membrane hyaline, qui leur forme une pellicule délicate ; là, elles s'isolent au contact de l'eau, par diffluence de la membrane et peuvent ensuite tomber dans l'eau ambiante par l'ouverture du conceptacle.

Les anthérozoïdes, en s'unissant aux oosphères (probablement un seul par oosphère), transforment ces dernières en

œufs (fig. 1486), qui s'entourent aussitôt d'une membrane de cellulose et se développent en de nouvelles plantes (fig. 1485).

Varecs hermaphrodites ; Varecs dioïques. — Tous les Varecs ne sont pas hermaphrodites, comme le Varec platycarpe. Dans le Varec vésiculeux (*Fucus vesiculosus*), par exemple (fig. 1483), certains thalles produisent seulement des conceptacles à anthéridies, et d'autres seulement des conceptacles à oogones : le thalle de cette espèce dioïque est parsemé de renflements

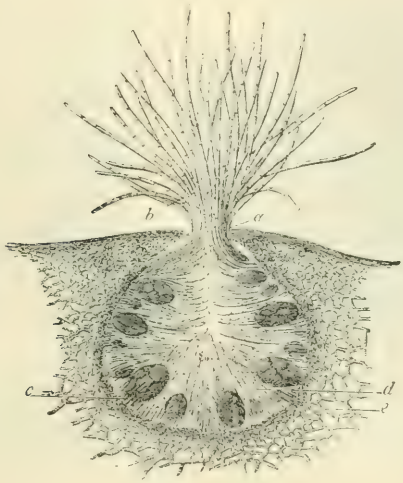


Fig. 1487. — Coupe d'un conceptacle femelle de Varec (*Fucus*). — *a*, orifice du conceptacle ; *b*, touffe saillante de paraphyses ; *d*, paraphyses internes ; *e*, thalle à membranes gélifiées ; *c*, oogones avec leurs oosphères (Thuret).

ovoïdes remplis d'air, qui représentent les flotteurs de la plante.

En mêlant dans une goutte d'eau de mer le contenu orangé d'une crypte mâle et le contenu brun à oosphères d'une crypte femelle, on peut, au microscope, suivre la formation des œufs (fig. 1486, II, III), et notamment voir les anthérozoïdes, très petits, s'accumuler autour des larges oosphères et même leur communiquer un mouvement de rotation.

3. — Reproduction par zoospores et par œufs. — Prenons ici, comme exemples, d'une part, l'Hydrodicte, genre isogame ; d'autre part, l'Œdogone, le Bulbochète et la Vauchérie, ou encore le genre Coléochète (zoospores, fig. 1488, et œufs), qui sont hétérogames. Ces divers genres de Chlorophycées vivent dans l'eau douce.

C'est dans l'Œdogone que le phénomène de la reproduction sexuelle a été pour la première fois directement constaté.

1° Hydrodicte. — *a*) *Thalle.* — L'Hydrodicte (*Hydrodictyon utriculatum*) (fig. 1490, *a*) consiste en un assemblage d'éléments verts en forme de bâtonnets, primitivement libres, unis ensuite en un réseau à mailles polygonales régulières, qui peut atteindre de 5 à 10 centimètres de longueur. De là le nom vulgaire de *Réseau d'eau*, donné à la plante.

Fig. 1488. — Coléochète (*Coleochæte soluta*), thalle en forme de lame. — *a*, la plante entière (lame verte hérissée de pointes) ; *b*, spore fixée (issue de *h*), avec membrane cellulosique ; *c*, *d*, premiers états du thalle ; *h*, zoospores, nées isolément dans les cellules ; *g*, orifice de sortie de la zoospore ; *f*, cellules vides ; à droite, zoospores en formation (gr. 250) (Pringsheim).

Cette Algue appartient à la famille des Cénobiées, caractérisées précisément par ce que la plante adulte se constitue par association (p. 167), ce qui en fait une colonie, un *cénobe*.

Les éléments constitutifs de l'Hydrodicte, d'abord très petits et unicellulaires, s'accroissent peu à peu, de manière à acquérir en définitive jusqu'à 10 millimètres de longueur. Leur membrane est alors épaisse (fig. 1490, *c*) ; leur protoplasme, qui forme une simple couche pariétale, enveloppant un suc abondant, contient un chromatophore, parsemé de granules d'amidon, et *plusieurs noyaux*. Ces éléments, étant plurinucléés, représentent donc des articles ou segments, et non de simples cellules.

b) *Zoospores.* — Les zoospores (fig. 1491, *f*) naissent en nombre considérable (jusqu'à 20 000 dans les plus grands articles), par division du contenu vivant ; elles s'isolent dans le suc intérieur et y nagent pendant quelque temps, grâce à leurs deux cils vibratiles antérieurs. Après quoi, et sans

sortir de l'article qui leur a donné naissance, elles s'associent par juxtaposition en un petit réseau (fig. 1491, *f*), tout en s'allongeant et en perdant leurs cils (*g*).

Au cours de son accroissement, le nouvel Hydrodicte ainsi constitué (fig. 1490, *a*) s'échappe de l'article mère par un orifice latéral de la membrane.

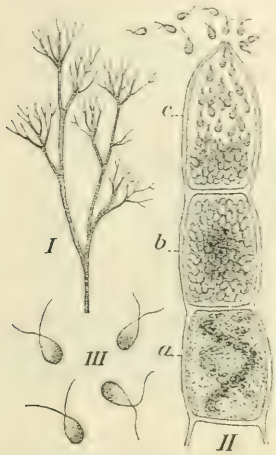


Fig. 1489.

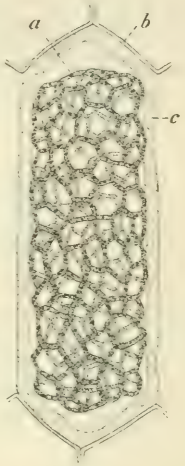


Fig. 1490.

Fig. 1489. — I, Cladophore (*Cladophora arcta*), Algue verte (grand. nat.). — II, filament grossi : *a*, cellule normale ; *b*, apparition des gamètes ; *c*, leur sortie. — III, gamètes libres, biciliés, destinés à se fusionner 2 à 2 pour former les œufs.

Fig. 1490. — Article du réseau de l'Hydrodicte, renfermant un jeune Réseau d'eau ou cénobe entier (*a*) ; *c*, partie interne fortement gonflée et gélifiée de la membrane de l'article ; *b*, membrane cellulosique proprement dite (gr. : 60) (Klebs).

Chaque article du thalle peut former de la sorte, par voie de zoospores, une nouvelle colonie.

c) *Œufs*. — Dans d'autres conditions de milieu, les articles du cénobe, au lieu de produire des zoospores, donnent issue dans l'eau ambiante à des corpuscules à deux cils, de même forme que les zoospores, mais plus petits qu'elles (fig. 1491, *c*), et conséquemment plus nombreux : il peut s'en former jusqu'à 100 000 par grand article. Ce sont là des *gamètes*.

Et en effet, après avoir nagé pendant quelque temps dans l'eau ambiante, ces corpuscules *s'unissent deux à deux* par le côté, puis se fusionnent (*a*), mais en conservant pendant quelque temps encore leurs quatre cils distincts. Il se forme ainsi un *œuf par isogamie*.

Après une courte période de mouvement, l'œuf se fixe, les cils disparaissent et une membrane cellulosique se constitue autour de la membrane protoplasmique hyaline (*d*).

Le développement de l'œuf est *indirect*. Il germe, en effet, en mettant d'abord en liberté quelques zoodiodes à un seul cil, aux dépens de chacune desquelles se constitue ensuite, par bipartition, comme il a été dit plus haut pour le thalle adulte, un nouveau Réseau.

Le genre Pédiastre (fig. 201), autre Cénobiée, en forme de disque circulaire plan, mais beaucoup plus petit que l'Hydro-

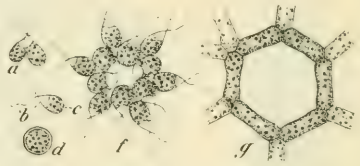


Fig. 1491. — Hydrodicte ou Réseau d'eau (*Hydrodictyon utriculatum*). — *a*, fusion des gamètes pour la formation de l'œuf; *c*, corps vert d'un gamète; *b*, bec blanc; *d*, œuf; *f*, groupe de zoospores (corpuscules un peu plus grands que les gamètes), constituant une maille d'un nouveau réseau (gr. : 500). — *g*, une maille du réseau constitué (gr. : 60) (Klebs).

dicte, a été précédemment étudié (p. 167); il en est de même pour le Volvoce (fig. 838) et le Gone (fig. 841).

Les genres Cladophore (fig. 1489) et Monostrome (fig. 1452) produisent, comme l'Hydrodicte, des œufs par isogamie, avec gamètes ciliés semblables.

Culture. — A partir d'une certaine taille, tous les articles du thalle de l'Hydrodicte sont aptes à se reproduire sexuellement ou asexuellement. Les gamètes apparaissent déjà dans des articles d'un millimètre; les zoospores se forment plus difficilement à cet âge.

D'une manière générale, on peut dire qu'il y a tendance à la formation des *gamètes*, lorsque la plante est exposée à la *lumière directe du soleil*, dans une petite quantité d'eau : la reproduction sexuelle paraît alors liée au manque d'aliment et à la cessation de la croissance.

D'autre part, des réseaux, transportés de leur station naturelle dans l'eau sucrée, produisent aussi des gamètes; ramenés ensuite dans l'eau ordinaire, ils donnent au contraire des zoospores.

2° **Vauchérie.** — *a*) *Thalle.* — La Vauchérie (fig. 1492) est une Siphonée, c'est-à-dire une Algue verte à structure continue, ou du moins qui ne se cloisonne qu'au moment de former ses éléments reproducteurs. Certaines espèces, comme la Vauchérie rampante (*Vaucheria repens*), vivent sur la terre

humide, ou dans les prairies marécageuses, et se présentent alors sous forme de petites touffes de filaments rameux, de quelques centimètres de longueur, rappelant un fin gazon (fig. 1492, I) ; d'autres, comme la Vauchérie en massue (*Vaucheria clavata*), se tiennent dans les eaux courantes.

Fig. 1492.

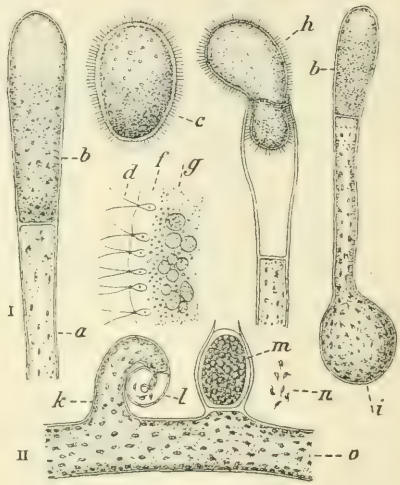


Fig. 1493.

Fig. 1492. — I, thalle de Vauchérie rampante (*Vaucheria repens*, Siphonée (un peu réduit). — II, portion de filament ; *a*, chloroleucites ; *b*, gouttelettes d'aspect oléagineux.

Fig. 1493. — I, *a*, filament de Vauchérie (*Vaucheria repens*) ; *b*, cellule mère d'une zoospore ; *c*, zoospore, entièrement ciliée ; *g*, paroi grossie de la zoospore avec noyaux ; *f*, protoplasme hyalin limitant ; *d*, couples de cils vibratiles ; *h*, sortie d'une zoospore ; *i*, germination d'une zoospore en un tube, produisant ici, non un thalle, mais une nouvelle zoospore (*b*) (gross. : 100). — II, formation de l'œuf ; *o*, rameau végétatif du thalle ; *k*, rameau anthéridien ; *l*, anthéridie, à peu près vide d'anthérozoïdes ; *m*, oogone et oosphère ; *n*, anthérozoïdes (gr. : 120) (Klebs).

Cette dernière espèce peut être cultivée en aquarium dans une eau constamment renouvelée ; les solutions nutritives, même étendues, ne lui conviennent pas. Toutefois, elle supporte bien l'eau courante riche en chaux.

La couche protoplasmique pariétale des tubes est dépourvue d'amidon, mais renferme en abondance des gouttelettes oléagineuses brillantes (fig. 1492, II, *b*), ordinairement situées au voisinage des corpuscules chlorophylliens ; ceux-ci sont fort nombreux et disposés assez régulièrement en séries longitudinales (*a*). Le suc, qui occupe toute la portion centrale des filaments, ne contient pas de sucres.

b) *Zoospores.* — Pour former ses zoospores, la plante sépare par une cloison cellulosique la portion terminale de ses filaments (fig. 1493, 1, *b*), et c'est le contenu tout entier du segment ainsi limité qui s'organise en *une seule et grosse zoospore* ovoïde (*c*), couverte de très nombreux cils vibratiles, groupés par paires : il y a là un nouvel exemple de *rénovation totale*, c'est-à-dire de constitution d'un nouvel élément, aux dépens du contenu entier de l'élément ancien, comme il arrive pour les spores des Bactériacées (p. 46 et 1109). La zoospore, une fois formée, s'échappe par l'extrémité du tube en s'étirant (*h*), puis nage dans l'eau ambiante ; elle est creusée d'une large vacuole, remplie de suc.

Dans la couche protoplasmique, sous-jacente à la membrane hyaline (fig. 1493, *g*), sont disséminés des noyaux, qui correspondent chacun à une paire de cils (*d*), comme si la zoospore unique représentait en réalité une colonie de zoospores à deux cils, mais qui ne se seraient pas isolées les unes des autres.

Après une période de mouvement, la zoospore se fixe, perd son revêtement ciliaire et s'enveloppe d'une membrane de cellulose. Elle s'allonge ensuite en un nouveau tube vert, qui se ramifie en thalle, tandis que sa base, seule incolore, forme à la plante un crampon fixateur. Il arrive pourtant que le tube de germination reste court (fig. 1493, *i*) et produise directement une nouvelle zoospore (*b*) à son extrémité.

On constate parfois que, pendant la sortie du tube, la zoospore se rompt en deux fragments : ces derniers germent alors isolément, l'un au dehors, l'autre à l'intérieur même de l'élément mère.

Culture de thalles asexués. — La formation des zoospores des Vauchéries exige la présence de l'eau.

Pour la provoquer, on peut avoir recours, selon les espèces, à l'un des moyens suivants. 1° L'Algue, préalablement cultivée pendant quelques jours dans une atmosphère humide à la lumière, est couverte d'eau pure. 2° Ou bien, elle est cultivée d'abord dans l'eau additionnée de 0,1 p. 100 de nitrate de potassium, ou encore à la lumière, et ensuite obscurcie ou simplement ombragée. 3° Enfin, elle peut être cultivée d'abord dans la solution de nitre à 0,2-0,5 p. 100, puis ensuite ramenée dans l'eau pure ; le passage de la plante de l'eau courante, où elle végétait jusqu'alors, dans l'eau stagnante du cristallisoir produit le même effet.

On vient de dire que les zoospores se produisent parfaitement à l'obscurité ; elles peuvent même s'y constituer encore, après plusieurs semaines de privation de lumière, par exemple dans l'eau sucrée à 2-4 p. 100.

Parmi les radiations lumineuses élémentaires, celles qui retardent surtout l'émission des zoospores sont les radiations jaune-orange et rouges, c'est-à-dire les rayons assimilateurs les plus actifs.

La *température* minimum à laquelle les zoospores peuvent se former est d'environ 3°; la température maximum de 26°. Déjà à 4 ou 5°, les zoospores naissent assez facilement, mais c'est surtout entre 12° et 18° (zone thermique optimale) qu'elles s'échappent nombreuses des rameaux du thalle.

Enfin, pour ce qui est du *temps* nécessaire à la constitution des zoospores, on a constaté que trois jours sont nécessaires entre 3° et 6°, deux jours entre 10° et 15°, et un jour seulement entre 20° et 24°. Le minimum de durée correspond à la température d'environ 22° : à cette température, seize heures à peine suffisent.

c) Œufs. — Les anthéridies et oogones des Vauchéries proviennent de la différenciation de petits rameaux latéraux du thalle (fig. 1493, II), séparés du tube qui les produit par une cloison cellulosique.

Les *anthéridies* (fig. 1494, *h*) sont des éléments ovoïdes

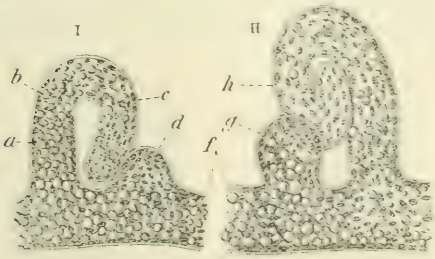


Fig. 1494.

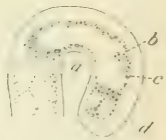


Fig. 1495.

Fig. 1494. — *c*, branche anthéridienne de Vauchérie (*Vaucheria fluitans*) ; *a*, chloroleucites ; *b*, gouttelettes oléagineuses ; *d*, *g*, débuts de l'oogone ; *f*, thalle ; *h*, anthéridie isolé par une cloison (Oltmann).

Fig. 1495. — *d*, anthéridie de Vauchérie (*Vaucheria clavata*) (observé dans des matériaux alcooliques) ; *c*, chloroleucites ; *b*, nombreux noyaux ; *a*, cloison basilaire séparatrice (Oltmann).

allongés et ordinairement courbés en arc ; les nombreux anthérozoïdes qui y prennent naissance s'en échappent par le sommet, grâce à une gélification de la paroi (fig. 1493, *h*) : leurs deux cils sont attachés latéralement, comme ceux des Varecs, et dirigés l'un en avant, l'autre en arrière.

A l'état jeune, les anthéridies renferment de nombreux globules oléagineux (fig. 1494, *b*) ; mais, peu après, ces derniers régressent dans le tube végétatif adjacent. Ils prennent naissance ordinairement le soir ; le lendemain matin, leur

développement est déjà très avancé, et dans la nuit suivante apparaît la cloison séparatrice transverse. Vingt-quatre heures suffisent donc à constituer l'anthéridie ; on y remarque de nombreux noyaux (fig. 1495, *b*).

Les *oogones* (fig. 1496) sont des rameaux renflés, prolongés latéralement en une sorte de bec court (*f*), qui s'ouvre à la maturité, par gélification de la paroi (*k*), ce qui donne libre accès aux anthérozoïdes, lesquels nagent dans l'eau ambiante. Ils renferment chacun une seule oosphère verte (*h*), provenant de la condensation de la portion active du corps protoplasmique de l'oogone.

Les corps chlorophylliens, inutiles à la fécondation, sont rejetés à la périphérie ; à l'intérieur, les noyaux sont nombreux (fig. 1497, I, *b*). L'oosphère, chargée de globules oléagineux amassés au centre, est entourée d'un mucilage granuleux (fig. 1496, *g*), le *périplasme*, qui lui sert d'aliment.

Contrairement aux anthéridies, les oogones (fig. 1494, *d*, *g*) apparaissent pendant la nuit ou vers le matin. Pendant la nuit suivante, la cloison séparatrice se constitue (fig. 1496, II),

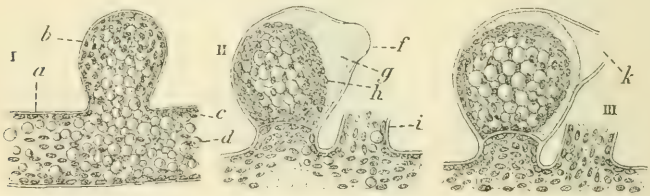


Fig. 1496. — Suite du développement de l'oogone de la Vauchérie (*Vaucheria fluitans*). — I, *a*, filament du thalle ; *b*, oogone jeune ; *c*, chloroleucites ; *d*, gouttelettes oléagineuses. — II, *f*, orifice en voie de formation ; *g*, gelée nutritive ; *h*, oosphère granuleuse, séparée à la base par une cloison (pour les noyaux, voir fig. 1497) ; *i*, branche anthéridienne. — III, *k*, orifice constitué.

et, peu après, la membrane du bec (*f*), faisant hernie sous la pression du mucilage intérieur, se gélifie et s'ouvre. La formation de l'œuf (fig. 1497, III à VI) a lieu déjà avant le retour du jour, ce qui correspond à une durée totale de développement d'environ vingt-quatre heures.

On a pu constater, par l'étude de matériaux alcooliques, qu'un seul des nombreux noyaux de l'oogone (fig. 1497, III, *d*) se fusionne avec le corps nucléaire de l'anthérozoïde (*f*), pour constituer le noyau de l'œuf (IV à VI) ; les autres noyaux disparaissent.

Quand l'œuf est constitué, par pénétration d'un anthérozoïde dans une oosphère, il s'entoure d'une membrane de cellulose et offre bientôt des taches brunes ou rougeâtres, dues à une transformation de la chlorophylle. Au bout d'environ trois semaines, cette membrane propre est différenciée en deux couches nettement distinctes (fig. 1497, VII) : l'in-

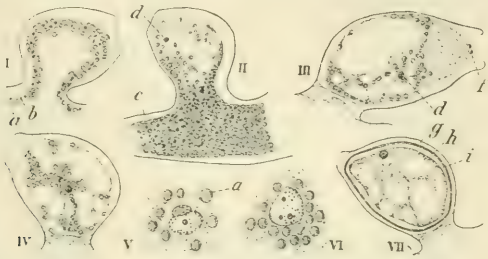


Fig. 1497. — Formation de l'œuf de la Vauchérie (*Vaucheria clavata*) (matériaux alcooliques). — I, oogone jeune à 5 heures du soir; II, à minuit ; III, à 3 heures du matin; cloison à la base; IV, à 9 heures; *a*, chloroleucites ; *b*, noyaux nombreux; *c*, filament du thalle ; *d*, unique noyau sexuel; *f*, deux anthérozoïdes; en IV, union du corps d'un anthérozoïde avec le noyau femelle de l'oogone. — V, *a*, chloroleucites; les noyaux sexuels, grossis, sont unis. — VI, leur fusion est accomplie. — VII, l'œuf, plusieurs semaines après le stade I; *g*, membrane de l'oogone ; *h*, membrane cutinisée, et *i*, membrane cellulosique propres de l'œuf; noyau unique (Oltmann).

terne (*i* cellulosique, l'externe (*h* cutinisée, cette dernière doublée par la paroi (*g*) de l'oogone. En germant, l'œuf produit directement, comme les zoospores, un nouveau thalle.

On ne constate pas ici de cas d'apogamie, semblables à ceux dont il a été parlé pour les Spirogyres, sans doute parce que la différenciation des gamètes est beaucoup plus profonde.

Groupement des anthéridies et des oogones. — La position relative et le nombre des organes sexués change avec les espèces. Dans la Vauchérie rampante, par exemple (fig. 1493, II), chaque oogone est accompagné d'un anthéridie ; dans la Vauchérie sessile (*Vaucheria sessilis*), chaque anthéridie se trouve intercalé entre deux oogones. Ajoutons que ce sont toujours les anthéridies qui naissent en premier lieu.

Culture de thalles sexués. — Les Vauchéries, si souvent stériles sexuellement dans leurs stations naturelles, et *toujours stériles dans l'eau courante*, forment au contraire facilement leurs œufs, lorsqu'elles sont cultivées dans des dissolutions nutritives convenables.

Dans l'eau sucrée à 2-4 p. 100, par exemple, la Vauchérie rampante donne sûrement des œufs au bout de quatre ou cinq jours, si la tempé-

rature est comprise entre 3° et 26°. Toutefois, une condition indispensable est l'*intervention de la lumière*, contrairement aux zoospores, qui, elles, naissent très bien à l'obscurité ; cette différence tient sans doute à ce que les matériaux nécessaires à l'élaboration des œufs sont plus abondants, ce qui exige une nutrition plus active de la plante.

Dans la lumière rouge ou jaune, la formation des œufs est retardée ou suspendue, selon l'intensité de la radiation ; dans la lumière violette, au contraire, le phénomène s'effectue, surtout en présence du sucre.

3° Œdogone. — *a*) *Thalle.* — Les Œdogones (fig. 1498) se présentent sous forme de filaments

Fig. 1498.

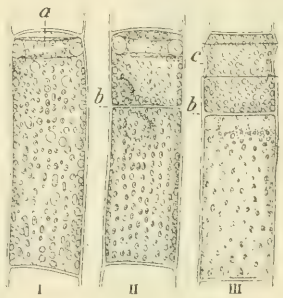


Fig. 1499.

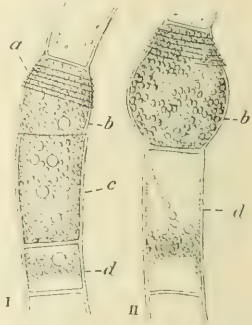


Fig. 1500.

Fig. 1498. — Œdogone (*Œdogonium ciliatum*), plante entière. — *a*, poil terminal ; *b*, niveau des cellules anthéridiales ; *c*, oogone ; *d*, crampon d'attache (gr. : 150) (Pringsheim).

Fig. 1499. — Multiplication cellulaire et croissance intercalaire des cellules de l'Œdogone (*Œdogonium rivulare*). — I, la cellule, pourvue de chloroleucites et de globules d'aspect oléagineux, forme en *a*, avant le cloisonnement, un épaississement annulaire de cellulose. — II, *b*, cloison cellulosique, séparant les deux cellules ; on voit le noyau. — III, *c*, élongation d'une cellule, au dépens de *a* ; en haut, une calotte saillante (gr. : 250) (Pringsheim).

Fig. 1500. — Formation de l'oogone de l'Œdogone (*Œdogonium rivulare*). — I, *a*, suite de calottes de membranes, correspondant à autant de cloisonnements cellulaires (voir fig. 1499) ; *b*, membrane formée par élongation du bourrelet cellulosique annulaire (fig. 1499, *a*) de la cellule (*c*) ; *d*, cellule récemment détachée de (*c*), cellule mère de l'oogone. — II, la cellule précédente (*d*) s'est allongée ; sa cloison supérieure s'est élevée à son niveau actuel en deux heures ; *b*, oogone, formée de I, *b*, *c*, et surmontée de la série de calottes en gradin (gr. : 250) (Pringsheim).

verts cloisonnés, de taille variable selon les espèces, et dont les cellules vont en s'amincissant de la base au sommet. Dans l'Œdogone cilié (*Œdogonium ciliatum*), espèce très petite, le filament, fixé à sa base par un crampon, se termine, d'autre

part. en manière de soie (*a*), formée par l'allongement de la cellule supérieure. Ces Algues vivent dans les eaux douces tranquilles ; les Bulbochètes s'en rapprochent.

L'*élongation* ou croissance intercalaire des cellules (fig. 1499, II et III, *c*) s'effectue aux dépens d'un bourrelet circulaire de cellulose, situé vers l'extrémité supérieure de l'élément (fig. 1499, I, II, *a*) ; ce mécanisme donne lieu à la formation, au-dessus du bourrelet, maintenant étalé en membrane (*c*), d'une calotte saillante, qui correspond à la partie supérieure de la membrane de la cellule première. Le phénomène se répétant, accompagné chaque fois de cloisonnement transverse, il se constitue toute une succession de calottes semblables (fig. 1500, *a*), étagées en gradins.

b) *Zoospores.* — Les zoospores (fig. 1501) naissent, comme chez les Vauchéries, isolément du contenu total d'une cellule, en d'autres termes par *rénovation totale*. Elles se constituent successivement, dans chaque cellule, du sommet du filament jusqu'à la base et elles s'échappent de la cellule mère, en soulevant la partie du filament (*a*, *d*, *f*) située au-dessus d'elles, grâce à une fente circulaire de la membrane (déhiscence *pyxidaire*).

Ces zoospores sont ovales (*g*) ; le bec arrondi qu'elles portent à leur extrémité antérieure est entouré d'une simple *couronne de cils* vibratiles, au lieu du revêtement ciliaire continu des zoospores des Vauchéries. Après avoir nagé pendant quelque temps, elles perdent leurs cils et se fixent (*h*) ; lorsque la membrane de cellulose est constituée, elles se développent (*i*) en une nouvelle plante.

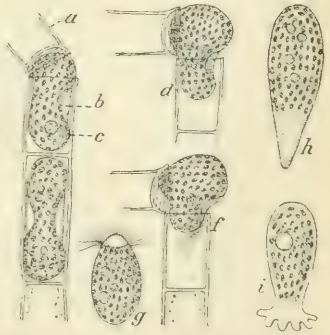


Fig. 1501. — Zoospores d'Œdogone. — *c*, zoospore jeune ; *b*, protoplasme qui se différenciera en bec et en cils ; *a*, extrémité du filament rejeté latéralement par le déboîtement de la cellule mère, au moment de la sortie ; *d*, *f*, zoospores avec leurs cils, au moment de l'émission ; *g*, zoospore libre ; *h*, fixée ; *i*, début de la germination (crampons à la base) (gr. : 300) (Pringsheim).

Culture. — Le passage de la plante de l'eau courante dans l'eau stagnante, toujours moins oxygénée, ou un relèvement brusque de température, favorisent la production des zoospores ; la genèse en est surtout longtemps répétée dans l'eau sucrée à 2 ou 3 p. 100. Déjà, une proportion de 5 p. 100 de sucre entrave le

phénomène, et l'on remarque alors que quelques zoospores restent à l'intérieur de leurs cellules-mères.

Les températures extrêmes sont de 0° et 35°; à 28°, la sortie des zoospores est encore assez fréquente. La lumière ne joue aucun rôle dans leur production.

c) Œufs. — Les Œdogones sont monoïques ou dioïques, selon les espèces.

Les anthérozoïdes (fig. 1502) naissent isolément dans une série de petites cellules aplaties, situées vers l'extrémité libre du filament (I, *a*). Ils s'en échappent (*b*) par le même mécanisme de déboîtement que les zoospores, dont ils offrent d'ailleurs la forme, et nagent dans l'eau ambiante : toutefois ils sont beaucoup plus petits que les zoospores.

L'oogone (fig. 1500, *b* et 1502, *f*), ordinairement unique par filament, est une cellule qui, de bonne heure, se renfle en sphère, et devient ainsi très apparente ; son contenu actif se concentre, par expulsion d'eau, en une oosphère granuleuse unique (fig. 1504, II), entourée d'un périplasme inerte : ses chloroleucites sont refoulés à la périphérie. La paroi se gélifiant latéralement (fig. 1502, I, *d*), il en résulte une ouverture par où peuvent s'engager les anthérozoïdes.

Or, la pénétration progressive d'un anthérozoïde (*c*) dans le mucilage, puis dans l'oosphère a été suivie ici dans toutes ses phases au microscope, et la formation de l'œuf de l'Œdogone est même le premier phénomène de fécondation qui ait été directement observé.

L'œuf, aussitôt formé, sécrète comme à l'ordinaire sa membrane de cellulose, perd sa chlorophylle et acquiert une teinte brune (fig. 1502, II, *h*).

Après un certain temps de vie latente, l'œuf des Œdogones et des Bulbochètes germe ; mais il ne se développe pas directement en plante adulte. Sans s'être sensiblement accru (fig. 1505, *c*), il émet d'abord quatre *zoodiodes* (*d*), nées par subdivision totale de son contenu : il représente donc alors un *zoodiodange*. Après une période de locomotion, ces corpuscules, dont l'aspect est celui des zoospores, se fixent et donnent ensuite directement, comme les zoospores proprement dites, un nouvel Œdogone.

Comparaison avec les plantes supérieures. — La différence essentielle entre le développement de l'Œdogone et celui d'une Cryptogame vasculaire ou d'une Phanérogame consiste

dans les proportions inverses des deux tronçons du corps total.

Le tronçon asexué ou diodogène de l'Œdogone est en effet

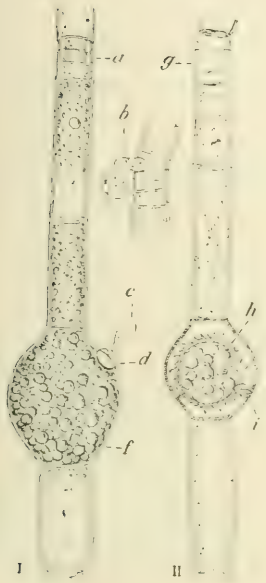


Fig. 1502 et 1503.

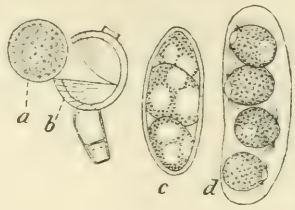


Fig. 1505.

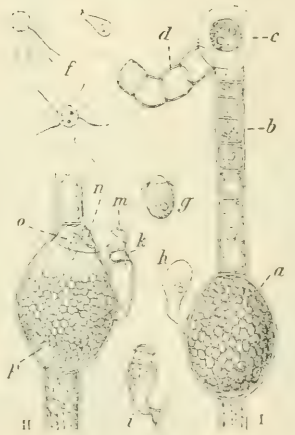


Fig. 1504.

Fig. 1502 et 1503. — Formation des œufs chez l'Œdogone (*Œdogonium tumidulum*). — I, *a*, anthéridies ; *b*, sortie des anthérozoïdes ; *c*, anthérozoïde, pénétrant dans l'oogone (*f*) par l'orifice (*d*). — II, *g*, cellules anthéridiennes vides ; *h*, œuf avec son exine hérissée ; *i*, orifice de l'oogone (gr. : 300) (Pringsheim).

Fig. 1504. — I, filament d'Œdogone (*Œdogonium tumidulum*) ; *a*, oogone (oosphère non encore contractée) ; *b*, cellules mères d'androspores ; *c*, androspore ; *d*, partie déjetée du filament ; *f*, *g*, androspores libres ; *h*, germination d'une androspore en anthéridie ; *i*, état plus avancé. — II, *m*, cellule ouverte, d'où est sorti l'anthérozoïde *o* ; *k*, anthérozoïde encore dans la cellule mère ; *n*, ouverture de l'oogone ; *p*, oosphère granuleuse contractée, avec périplasme (gr. : 300) (Pringsheim).

Fig. 1505. — Germination de l'œuf du Bulbochète (*Bulbochæte intermedia*). — *a*, œuf, émis hors de l'oogone (*b*) ; *c*, germination en zoodiodange ; *d*, les quatre zoodiodes au moment de l'émission (gr. : 220) (Pringsheim).

rudimentaire, puisqu'il se réduit à un zoodiodange, tandis qu'il forme le grand tronçon ou plante adulte chez les plantes vasculaires ; et, inversement, le tronçon sexué, qui est pré-

pondérant dans l'Algue, se réduit à l'endosperme ou prothalle chez les plantes vasculaires.

Formation indirecte d'anthérozoïdes. — Indépendamment des anthérozoïdes normaux qui viennent d'être décrits et qui naissent immédiatement du thalle, les Œdogones en produisent d'autres par voie indirecte (fig. 1504).

A cet effet, les cellules courtes, situées au-dessus de l'oogone (Œdogone cilié), donnent issue chacune, par déboîtement, à un corpuscule de l'aspect d'une zoospore, mais plus petit, et nommé *androspore* (fig. 1504, I, *c*). Après avoir nagé pendant quelque temps, l'androspore (*g*), qui est proprement une *diode mâle*, vient se fixer sur l'oogone (*h*), et là germe en un petit corps allongé, qui se subdivise par deux cloisons en trois cellules (*i*, *k*). Tandis que la cellule basilaire, d'ailleurs plus longue, de ce tronçon sexué ou prothalle reste stérile, les deux autres différencient chacune un anthérozoïde arrondi (*k*), à bec pointu (*f*), qui s'échappe, comme à l'ordinaire, par déboîtement (*m*) de la cellule, et c'est l'un d'entre eux (*o*), qui va en définitive féconder l'oosphère (*p*).

Culture. — Les conditions nécessaires à la production des œufs chez les Œdogones sont : une eau tranquille et de la lumière ; très peu de sels, si l'on emploie une solution nutritive. Le nitre nuit déjà à la dose de 1 p. 100.

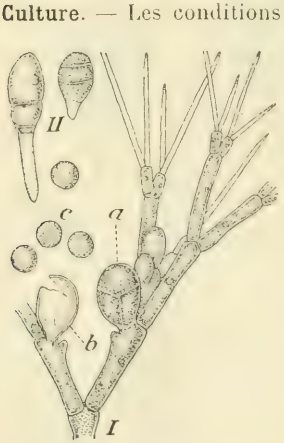


Fig. 1506. — I, thalle de *Callithamnion corymbosum* (Algue rose ou Floridée) ; *a*, sporange mûr ; *b*, ouvert ; *c*, les 4 spores. — II, germination de la spore.

4. — Reproduction par spores immobiles et par œufs. — Ce double mode de reproduction, sans zoospores, caractérise les Algues les plus élevées, savoir, les Algues rouges ou Floridées.

Floridées. — *a*) *Thalle.* — Les Floridées, presque toutes marines, et de forme souvent très élégante, les unes en lames (fig. 10), les autres filamenteuses (fig. 1506), renferment dans leur protoplasme des *érythroleucites* (fig. 1507, *c*), qui offrent ce caractère remarquable de ne jamais renfermer d'amidon. Ce dernier principe est remplacé

par un hydrate de carbone voisin, qui se constitue dans le protoplasme même, sous forme de grains arrondis ou ovoïdes (*b*), lesquels se colorent ordinairement en rouge-brun en présence de l'iode, parfois cependant aussi en bleu : on les considère comme essentiellement formés d'amylodextrine (p. 109).

Notons en outre l'existence, vers le centre des cloisons cellulaires, d'une *ponctuation criblée*, par les orifices de laquelle s'établit le contact entre les corps protoplasmiques des cellules adjacentes.

b) *Spores.* — Les spores des Floridées se forment fréquemment sur des thalles distincts (*thalles asexués*) de ceux qui

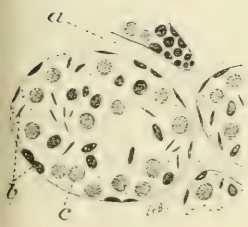


Fig. 1507.

Fig. 1508.

Fig. 1509.

Fig. 1507. — *Spherococcus coronopifolius* (Floridée). — *a*, membrane épaissie et gélifiée ; *c*, érythroleucites ; *b*, grains simples d'amylodextrine (gr. : 800).
Fig. 1508. — Coralline officinale, Floridée calcifiée (grand. nat.).
Fig. 1509. — Rameau de Coralline officinale, terminé par un conceptacle à tétrasporanges linéaires (gr. : 25).

portent les anthéridies et les oogones (*thalles sexués*) : elles naissent, au nombre de quatre seulement, dans des cellules mères spéciales ou *sporanges* (fig. 1506, I, *a*), constitués par autant de petits rameaux latéraux.

Les spores se disposent dans le sporange, tantôt en tétraèdre, tantôt dans un même plan, tantôt encore en file, comme dans la Coralline (fig. 1509).

La Coralline forme sur les rochers de petites touffes roses dressées (fig. 1508), de quelques centimètres de hauteur,

rendues rigides par leur forte incrustation calcique : or, c'est à l'extrémité des rameaux articulés que se développent les tétrasporanges (fig. 1509), réunis côte à côte en grand nombre et logés au fond d'une petite cupule protectrice.

Une fois sorties des sporanges, les spores (fig. 1506, I, *c*), fortement colorées en rouge, germent (II) et produisent directement une nouvelle plante.

c) *Œufs.* — Les thalles sexués des Floridées sont monoïques ou dioïques.

Les *gamètes mâles* ou *anthérozoïdes* offrent ce caractère tout particulier d'être *immobiles* et *pourvus d'une membrane cellulosique* (fig. 1510, *a*). Ils naissent isolément dans autant de cellules mères ou *anthéridies*, réunis d'ordinaire, dans les espèces filamenteuses, en groupes serrés à l'extrémité des rameaux (*d*).

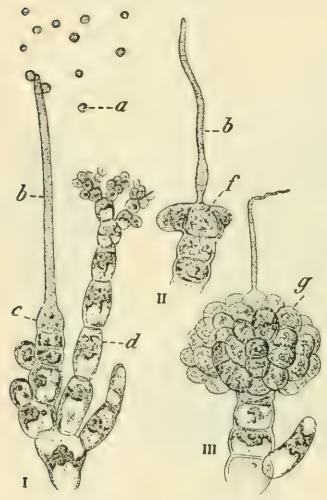


Fig. 1510 à 1512. — Formation successive de l'œuf et des diodes du Némale (*Nemalion multifidum*, Floridée). — I, *a*, pollinides ; *b*, trichogyne ; *c*, oogone ; *d*, rameau producteur de groupes de pollinides. — II, *b*, trichogyne flétri ; *f*, œuf en voie de cloisonnement. — III, *g*, cystocarpe ou diodogone, à la surface duquel naissent les diodes (Thuret et Bornet).

Les *oogones* (fig. 1510, I, *c*) sont des cellules ovoïdes à leur base, et prolongées à leur extrémité libre en un filament clos, nommé *trichogyne* (*b*), ce qui donne à l'organite un peu l'apparence d'un pistil. L'oosphère se constitue dans le renflement basilaire ; quant au trichogyne, il renferme une substance périplasmique, conductrice de l'anthérozoïde, et en outre la couche périphérique de sa membrane est gélifiée.

Le mécanisme de la formation de l'œuf diffère nécessairement ici de ce qu'il est chez les autres Algues, puisque l'oogone reste fermé. Les anthérozoïdes, dits encore *pollinides*, entraînés par l'eau, viennent prendre contact avec le trichogyne et y sont retenus par la couche gélatineuse superficielle (fig. 1510, I, *b*) ; après quoi, une liquéfaction de la membrane de l'anthérozoïde, ainsi que

de celle du trichogyne, se produit au point de contact, ce qui permet au contenu du gamète mâle de passer dans la cavité du trichogyne (*b*), pour être de là transmis à l'oosphère basilaire (*c*).

d) *Développement de l'œuf.* — Aussitôt constitué, l'œuf se développe, mais de diverses manières, selon les genres, et toujours suivant le *mode indirect*. Autrement dit, le corps total des Floridées comprend deux tronçons (p. 1109).

Dans le genre Némale (*Nemalion*), par exemple (fig. 1510), il

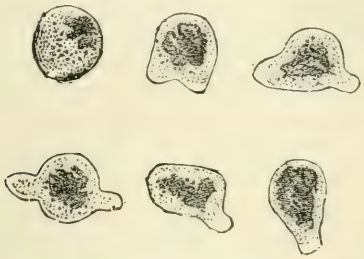


Fig. 1513. — Zoodiode nue de Bangia (*Bangia atropurpurea*, Floridée filamenteuse d'eau douce), à mouvements amiboïdes : états successifs, dessinés à une minute d'intervalle. — Pour former ces diodes, l'œuf se divise simplement en un diodogone d'une rangée de 16-32 cellules, qui émettent ensuite chacune leur contenu. En germant, après s'être fixées, ces diodes donnent un petit tubercule, qui passe l'hiver à l'état de vie latente ; après quoi, ce dernier se développe en plante sexuée (gr. : 350).

se produit tout autour de l'œuf (II, *f*), par un bourgeonnement actif de ce dernier, de nombreux rameaux, eux-mêmes cloisonnés transversalement, le tout formant un amas cellulaire plus ou moins compact, dit *cystocarpe* (III, *g*). Les cellules terminales de cette sorte de buisson se constituent ensuite, par voie endogène, à l'état de *spores de passage*, c'est-à-dire de *diodes*. A la maturité, ces dernières sont mises en liberté.

Seulement, ces diodes (fig. 1513), issues de l'œuf, et qui correspondent aux zoodiodes des Œdogones (p. 1130), ne se développent pas directement, dans tous les genres, en plante adulte ou tronçon sexué. Il y a fréquemment, comme chez les Mousses, production intermédiaire d'un *système filamenteux*, sorte de protonème, ou d'un *tubercule* (Bangia, fig. 1513), sur lequel les individus sexués nouveaux s'organisent ensuite par bourgeonnement.

HOMOLOGIE DES FLORIDÉES ET DES MUSCINÉES

Algues à développement indirect. — Si l'on se reporte maintenant au développement des Muscinées (p. 1084), on trouvera une analogie frappante entre ce développement, toujours indirect, et celui des Floridées, c'est-à-dire des Algues les plus perfectionnées.

Le cystocarpe, issu de l'œuf, et dont on trouve d'ailleurs aussi l'analogue dans les Champignons ascomycètes sexués (p. 1190), n'est pas autre chose, en effet, qu'un diodogone, dont les cellules superficielles produisent des diodes.

Un diodogone se constitue pareillement, mais à l'état rudimentaire, chez diverses Algues autres que les Floridées ; par contre, chez le plus grand nombre des genres, il manque, et alors le thalle entier provient du développement direct de l'œuf (Spirogyre, Vauchérie, Varec).

C'est ainsi que, dans l'Œdogone et le Bulbochète (p. 1128), dans l'Hydrodicte (p. 1120), etc., l'œuf (fig. 1505), au lieu de constituer directement une nouvelle plante sexuée, germe en un zoodiodange, c'est-à-dire en un diodogone sans portion végétative, par suite entièrement multiplicateur.

Quant au système filamenteux, issu de la diode chez certaines Floridées, il apparaît comme l'homologue du protonème toujours bien développé des Mousses. S'il manque dans d'autres Floridées, on peut remarquer aussi qu'il reste rudimentaire chez les Hépatiques.

La liaison se trouve donc établie, par les Algues et les Champignons à développement indirect, entre l'embranchement des Thallophytes et celui des Muscinées, et par suite aussi avec le vaste groupe homogène des plantes vasculaires (p. 1066).

CHAPITRE II

LES CHAMPIGNONS

1° Conformation externe. — Le thalle des Champignons est le plus ordinairement formé de *filaments rameux* (fig. 1514), cloisonnés transversalement et toujours dépourvus de chlorophylle, conséquemment aussi d'amidon.

Mycélium et strome. — Les filaments cheminent, tantôt indépendants les uns des autres, comme dans le Pénicille et

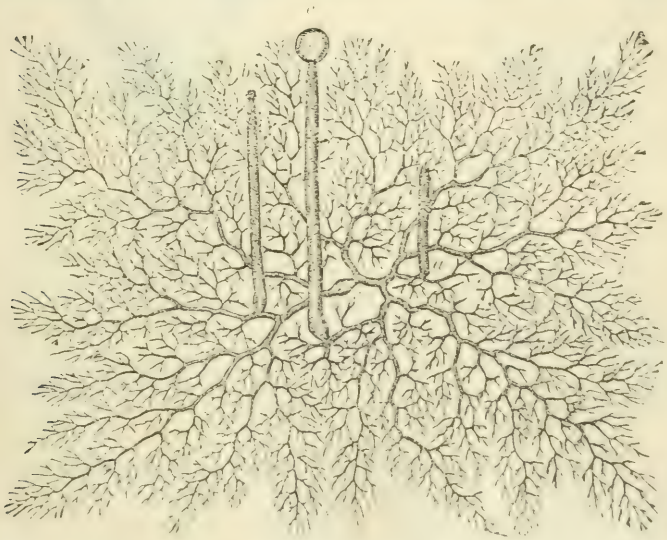


Fig. 1514. — Thalle rameux, non cloisonné, du Mucor (*Mucor Mucedo*), issu d'une spore visible au centre. — *a*, début du tube sporangifère dressé; *b*, ébauche du sporange; *c*, sporange plus avancé (gr. : 20) (Brefeld).

l'Aspergille. Moisissures très communes, qui envahissent si rapidement, surtout à l'air confiné, les matières organiques abandonnées à elles-mêmes, notamment les sucs de fruits (citron), les graines oléagineuses (noix, etc.), et les couvrent

de leurs spores vertes ; tantôt ils s'associent par places en cordons plus ou moins épais (fig. 1515, *b*), visibles à l'œil nu, pour ne rester libres que dans les autres parties du thalle. Dans ce dernier cas, on désigne la partie associée du thalle sous le nom de *strome* ou *stroma*, en réservant celui de *mycèle* ou *mycélium* à la partie filamenteuse.

Dans le thalle souterrain de l'Agaric champêtre, vulgairement nommé Champignon de couche (fig. 1569), ce que l'on utilise sous le nom de *blanc de Champignon* pour cultiver la

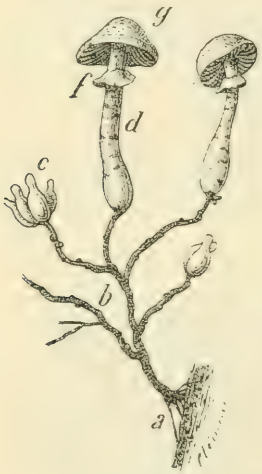


Fig. 1515.

Fig. 1516.

Fig. 1515. — Agaric de miel. — *a*, rhizomorphes au sortir d'une racine de Pin envahie ; *b*, rhizomorphes noirs terrestres ; *c*, jeunes appareils sporifères ; *g*, chapeau adulte ; *d*, pied ; *f*, anneau (réduit).

Fig. 1516. — Base d'un épi de Seigle, portant deux ergots : celui de droite est encore coiffé de la partie caduque blanchâtre du pseudoparenchyme (voy. *Pyrénomycètes*, p. 1190) (gr. nat.).

plante consiste précisément en cordons blanchâtres de strome (*b*), ramifiés dans le fumier qui les alimente.

Les *rhizomorphes* noirs de l'Agaric de miel (fig. 1515, *b*), qui vit en parasite sur la racine des Pins, représentent de même des cordons de strome, ramifiés dans la terre environnante et issus de la confluence des filaments mycéliens phosphorescents, qui sont anastomosés en réseau dans l'intérieur même de la racine de l'arbre (p. 677) ; leur apparence de racine leur a valu le nom de rhizomorphes.

b) *Sclérotes.* — Dans des conditions de milieu déterminées

(nourriture abondante, étouffement...), le thalle tout entier des Champignons peut se concentrer en une masse dure, qui reste pendant quelque temps à l'état de vie latente et germe ensuite, lorsque les conditions ambiantes sont de nouveau favorables ; une semblable formation constitue un *sclérote*. On en a des exemples très nets dans le Coprin stercoraire (*Coprinus stercorarius*) (fig. 1517, *a-d*), Champignon saprophyte, fréquent sur le fumier de Cheval, sur le bois mort ; puis dans le Clavicèpe pourpre (*Claviceps purpurea*), parasite du Seigle (fig. 1516) ; etc.

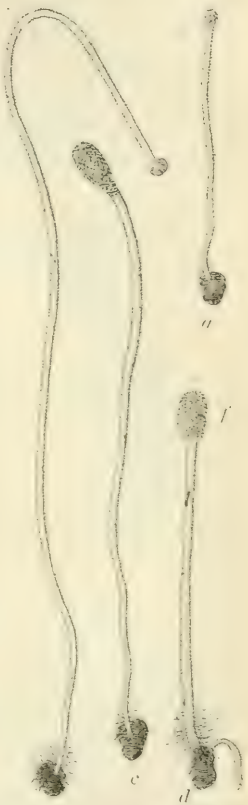


Fig. 1517. — Germination des sclérotes (*a-d*) de Coprin (*Coprinus stercorarius*) (grand. nat.). — *a*, *b*, *c*, à l'obscurité ; le chapeau sporifère est resté rudimentaire en *a* et *b* ; *d*, à la lumière ; *f*, appareil sporifère normal (Brefeld).

Sclérotes du Coprin et du Clavicèpe. — Le *sclérote du Coprin stercoraire* (fig. 1517) est arrondi et d'environ un demi-centimètre de diamètre ; sa couche périphérique noire protège le tissu intérieur compact, qui n'est autre que le pseudoparenchyme blanc grisâtre, né de l'agglomération des filaments fongiques.

La formation de ces sclérotes est liée à l'étouffement de la plante. Ainsi, sous cloche, le fumier de Cheval, qui renferme toujours des spores de Coprin, est le siège d'un développement actif d'appareils sporifères de ce Champignon (chapeaux pédicellés) ; au contraire, à l'air libre, l'étouffement du thalle qui résulte de la dessiccation superficielle du substratum entraîne la formation de sclérotes dans la masse même du fumier. En germant, les sclérotes des Coprins produisent des appareils sporifères (*f*).

Le *sclérote du Clavicèpe pourpre* (fig. 1516 et 1625) est allongé et d'un noir violacé ; il atteint jusqu'à 3 centimètres de longueur. Sa forme arquée lui a fait donner le nom commun d'*ergot du Seigle*.

Il se développe dans l'épi de diverses Céréales, à la place même du grain, où sa nutrition est largement assurée (p. 1191). En automne, l'ergot tombe, passe l'hiver sur le sol et germe au printemps suivant, comme il sera dit plus loin, pour constituer ses ascospores (fig. 1627).

Les massifs compacts de filaments que représentent les stromes et sclérotes sont d'ordinaire si serrés qu'une section

transversale de ces formations offre tout à fait l'aspect d'un parenchyme à cellules arrondies ou polyédriques (fig. 1622). En réalité, on a affaire à de simples *pseudoparenchymes*, c'est-à-dire à des tissus formés par rapprochement de filaments cloisonnés, et non directement par le cloisonnement cellulaire, comme dans le cas général des tissus massifs proprement dits ; ce sont, en d'autres termes, des tissus cloisonnés normaux, dont les ramifications se juxtaposent et finissent par se souder les unes aux autres (fig. 1623, *f*).

2° **Structure.** — *a*) La *membrane cellulaire* des Champignons est composée, tantôt d'un mélange de principes pec-

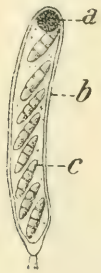


Fig. 1518.

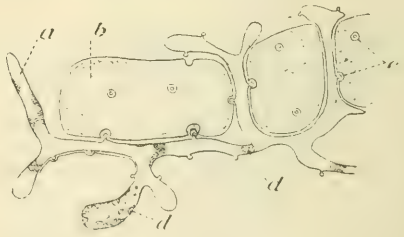


Fig. 1519.

Fig. 1518. — *b*, asque de Sphérie (*Sphæria Mazierei*, Pyrénomycète) ; *c*, ses huit spores, cloisonnées transversalement ; *a*, globule d'amyloïde, dépendant de la membrane (Crié).

Fig. 1519. — *b*, parenchyme de la Fumeterre officinale ; *a*, thalle intercellulaire d'une Péronosporée parasite (*Plasmopara affinis*) ; *d*, épaississements et bouchons de callose ; *c*, suçoirs, face et profil (gr. : 500) (Mangin).

tiques et de callose, et, dans ce cas, qui est de beaucoup le plus fréquent, elle ne bleuit pas par le chlorure de zinc ou de calcium iodés, ni par l'acide phosphorique iodé, non plus que par l'acide iodhydrique iodé fumant, d'action plus prompte (Polypore, Bolet, Agaric ; Ascomycètes) ; tantôt d'un mélange de callose (fig. 1519, *d*) et de cellulose (Péronosporées), ou de principes pectiques et de cellulose (Mucorinées), et alors elle bleuit dans ces mêmes réactifs.

Parfois, la membrane bleuit en présence de l'iode seul, par suite de la présence d'amyloïde (fig. 1518, *a*), principe tantôt soluble dans l'eau chaude (Bolet, p. 116), tantôt insoluble (asques de divers Ascomycètes : Sphériées, p. 117).

Dans les stromes et les sclérotes, qui représentent simple-

ment, on vient de le dire, des pseudoparenchymes plus ou moins serrés, les cellules protectrices des assises superficielles sont cutinisées et foncées.

b) Le *contenu cellulaire* des éléments adultes comprend une couche protoplasmique pariétale, pourvue d'un ou plusieurs

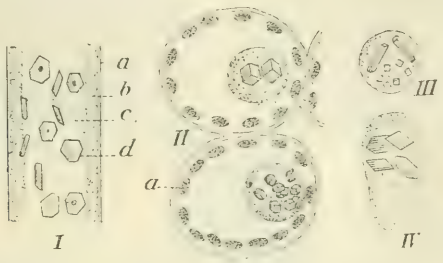


Fig. 1520 à 1522. — Cristalloïdes. — I, tube sporangifère de Mucor (gr. : 250) ; *a*, membrane cellulosique cutinisée ; *b*, couche protoplasmique ; *c*, suc ; *d*, cristalloïdes inclus (Van Tieghem). — II, écorce de la feuille du Polypode (*P. venosum*, Fougère), avec cristalloïdes nucléaires ; *a*, corps chloroph. — III, noyau du *Polypodium loriceum*. — IV, noyau d'Acrostic (*Acrostichum flagelliferum*) (gr. : 550) (Poirault).

noyaux (fig. 1520, I, *b*) ; ceux-ci, d'ordinaire très petits dans le thalle, s'accroissent beaucoup dans les spores, comme il sera dit plus loin pour les Urédinées (p. 1171).

Jamais, le protoplasme n'élabore *de chlorophylle, ni, par suite, d'amidon proprement dit*. Par exception, dans l'ergot du Seigle et quelques autres sclérotes en germination, des granules hydrocarbonés (fig. 1623, *i*), qui se colorent en rouge ou en bleu en présence de l'iode, prennent naissance dans des leucites incolores, par transformation des réserves préexistantes, c'est-à-dire à la manière de l'amidon transitoire dans les graines en germination ; ultérieurement, ces granules se résorbent purement et simplement, sans donner lieu à aucun verdissement (p. 975).

Par contre, le corps protoplasmique est fréquemment parsemé de *gouttelettes oléagineuses*, par exemple dans les sclérotes (ergot du Seigle) ; parfois on y trouve des cristalloïdes (Mucorinées, fig. 1520, I *d*).

c) Le *suc* (fig. 1520, I, *c*), toujours abondant dans la plante active, renferme en dissolution divers hydrates de carbone, notamment le *glycogène* (p. 119), qui se colore en rouge-brun en présence de l'iode et que l'on rencontre surtout abondamment dans les Champignons ordinaires à chapeau (Basidio-

mycètes. (p. 1166). On y trouve aussi du *tréhalose* et de la *mannite* (p. 123).

3° Nutrition des Champignons. — Faute de chlorophylle, les Champignons doivent trouver dans le milieu où ils végètent, non seulement les sels minéraux nécessaires au développement de toute plante, mais encore un *aliment carboné*

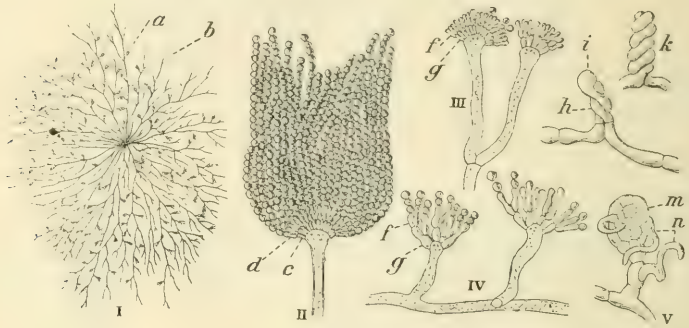


Fig. 1523 à 1525. — I, *b*, thalle de Stérigmatocyste (*Sterigmatocystis nidulans*, Ascomycète), issu d'une conidie et obtenu sur le porte-objet (gross. : 10). — I, *a* et II, appareil conidien ; *c*, stérigmates primaires ; *d*, stérigmates secondaires, portant les files de spores (gross. : 400). — III, appareils conidiens groupés ; *g*, *f*, stérigmates. — IV, petits appareils conidiens, montrant distinctement les stérigmates. — V, *h*, *i*, branches originelles enlacées (oogone et anthéridie) du périthèce d'Erémascus (*Eremascus albus*) ; *k*, même formation, en tire-bouchon ; *m*, jeune périthèce de Chétome ; *n*, premiers filaments rayonnants (gross. : 400) (Eidam).

organique (acide citrique, tartrique, sucre, etc.), puisque ces végétaux sont dans l'impossibilité d'assimiler l'anhydride carbonique (p. 567). Par contre, leur développement peut s'effectuer indépendamment de la lumière.

Quand le milieu nutritif est inerte (fumier, bois mort, décoction de fruits, solution nutritive) (p. 481 et fig. 1523), le Champignon est dit *saprophyte* (Agaric champêtre) ; quand, au contraire, ce milieu est représenté par un organisme vivant, il y a *parasitisme*, ou *symbiose*, selon que les êtres associés se nuisent ou se rendent mutuellement service (p. 659). Certains genres, comme la Truffe (fig. 1526), sont en partie saprophytes et en partie parasites (p. 662).

On a vu que des Champignons ordinairement parasites, comme l'Agaric de miel (p. 677), peuvent très bien être cultivés en milieu inerte, et, par suite, se comporter en saprophytes : leur parasitisme est simplement occasionnel. D'autres

espèces, au contraire, ont résisté jusqu'ici aux essais de culture et peuvent passer, provisoirement du moins, pour des parasites définitifs (p. 663).

Fig. 1526 et 1527. — *A*, périthèce de Truffe, entier; *B*, section transversale, montrant les lacunes intérieures (grand. nat.).

4° **Reproduction.** — Comme les Algues, les Champignons se reproduisent par *spores* et par *œufs*.

a) Spores et conidies. — Tous les Champignons produisent des spores, c'est-à-dire des boutures, ordinairement unicellulaires, parfois cloisonnées (fig. 1518), qui, en germant, reconstituent directement un nouveau thalle sporifère.

Fréquemment même, les spores, dans une espèce donnée, sont de plusieurs sortes ; mais alors une seule d'entre elles, de par son mode même de développement, est caractéristique du groupe de Champignons considéré, tandis que les autres peuvent varier d'une espèce à une autre. De là la distinction des *spores proprement dites* (fig. 1538) et des *conidies* ou *spores accessoires* (fig. 1539).

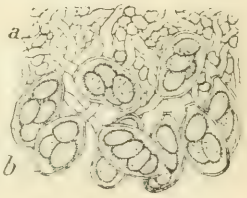


Fig. 1528. — Coupe de la portion centrale de la Truffe. — *a*, pseudoparenchyme lâche ; *b*, asques à quatre spores échinulées (gr. : 400).

b) Œufs. — Sous le rapport des œufs, il y a lieu de remarquer, que contrairement aux Algues, plusieurs ordres de Champignons en manquent entièrement. On en trouve chez toutes les Mucorinées et les Péronosporées, ainsi que chez quelques Ascomycètes.

D'autre part, les œufs se développent, en règle générale, suivant le mode *indirect*, c'est-à-dire qu'il y a intercalation de spores de passage ou *diodes*, comme chez diverses Algues.

chez toutes les Muscinées et toutes les plantes vasculaires : par suite, le corps total se trouve subdivisé en deux tronçons, l'un diodogène, relativement court, l'autre sexué ou oogène, toujours prépondérant (p. 1159).

Subdivision des Champignons. — Nous devons nous borner ici à considérer spécialement quelques types de chacun des grands ordres de la vaste classe des Champignons. Ces ordres sont au nombre de quatre, savoir :

1° Les *Myxomycètes* (fig. 1531), Champignons de consis-

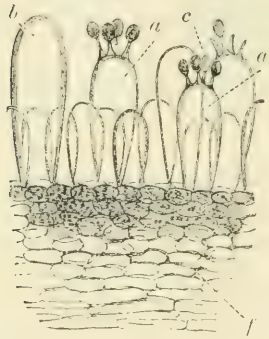


Fig. 1529.

Fig. 1530.

Fig. 1529. — Coupe d'une lame sporifère d'Agaric. — *b*, baside stérile ; *a*, baside tétrasporée ; *c*, spores ; *f*, pseudoparenchyme de la lame sporifère.

Fig. 1530. — Asque mûr de Pezize. — *a*, épiplasme ; *b*, spores ; *c*, membrane ; *d*, extrémité du filament ascogène (gr. : 350).

tance gélatineuse, dont les cellules sont dépourvues de membrane cellulosique, tant que le thalle, purement protoplasmique, et nommé ici *plasmode*, reste à l'état végétatif, mais qui en sécrètent une autour de leurs spores. Ce sont les formes les plus simples de la classe, et elles se reproduisent *uniquement par spores* (fig. 1534).

2° Les *Oomycètes* (fig. 1544). Champignons ordinairement filamenteux, *à structure continue*, produisant non seulement des spores, mais des œufs ; ces derniers prennent naissance, soit par *isogamie*, soit par *hétérogamie* (p. 1107). Cet ordre comprend notamment diverses Moisissures, dont le Mucor, Moisissure blanche commune, est le type (fig. 1514).

3° Les *Basidiomycètes* (fig. 1567). Champignons cloisonnés, qui produisent leurs spores, ordinairement au nombre de quatre, à l'extrémité de cellules mères spéciales, nommées *basides* (fig. 1529, *a'*), et qui comprennent notamment les Champignons ordinaires à chapeau des forêts (Agaric, Bolet).

A cet ordre se rattachent les *Ustilaginées* (p. 1179) et les

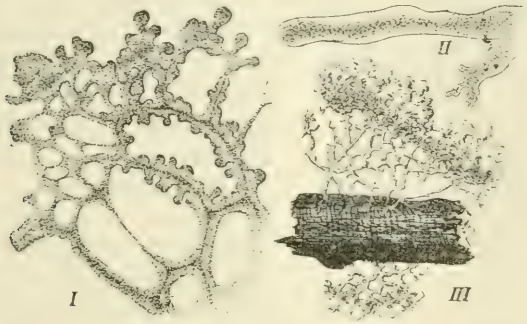


Fig. 1531 à 1533. — I, plasmode de Didyme (*Didymium leucopus*, Myxomycète). — II, rameau isolé, avec protoplasme plus dense au centre (gr. : 150). — III, la plante entière sur bois mort (grand. nat.).

Urédinées (p. 1171), Champignons parasites, occasionnant les maladies, dites *carie*, *charbon*, *rouille* (p. 681).

4° Enfin les *Ascomycètes* (fig. 1613), à thalle cloisonné, comme celui de l'ordre précédent, mais caractérisé par la production de spores à l'intérieur de cellules mères spéciales (fig. 1530), nommées *asques* (Ascobole, fig. 1540, *a* ; Truffe, fig. 1528, *b* ; Pénicille). Plusieurs genres produisent, en outre, des *œufs*, et, à ce titre, les Ascomycètes font partie du groupe des Oomycètes, pris au sens large.

Chez les Ascomycètes non sexués, les asques naissent directement sur le thalle issu d'une ascospore, tandis qu'ils se développent sur un premier tronçon issu du développement de l'œuf, chez les espèces sexuées : dans ce dernier cas, les asques produisent, non des ascospores, mais des *ascodiodes*, germes de tronçons sexués (p. 761).

Les Ascomycètes produisent en outre des spores accessoires ou *conidies*, parfois même de plusieurs sortes.

1. — Myxomycètes. — Nous ne reviendrons pas ici sur ce groupe de Champignons saprophytes (fig. 1531), dont le développement a été antérieurement décrit (p. 718).

Rappelons seulement que le corps protoplasmique ou *plasmode*, parsemé de noyaux, de ces Champignons naît par *association* de zoospores ou myxamibes à un cil (fig. 825, *g*), qui eux-mêmes procèdent isolément des spores (*d*).

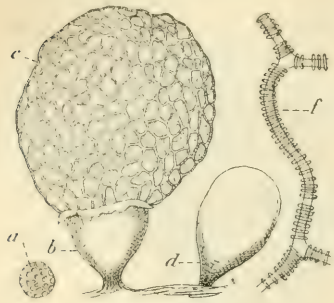


Fig. 1534. — Arcyrie (*Arcyria incarnata*, Myxomycète). — *d*, sporange mûr (gr. : 20 ; *b*, le même ouvert ; *c*, capillitium ; *f*, filament de ce dernier, grossi ; *a*, spore, à exine verruqueuse (de Bary).

Les *sporanges* (fig. 1534, *d*) résultent d'une sorte de condensation du plasmode et se forment extérieurement au substratum nourricier, par exemple sur le bois mort.

Les maladies de la *hernie du Chou* et de la *brunissure de la Vigne* (p. 687) sont occasionnées par des parasites protoplasmiques intracellulaires, voisins des Myxomycètes.

2. — Oomycètes. — Les Oomycètes ou Champignons à œufs proprement dits comprennent principalement :

1° La famille des *Mucorinées* (Moisissures), Champignons *isogames*, fréquemment saprophytes ;

2° La famille des *Péronosporées* et celle des *Saprolégniées*, Champignons parasites ou saprophytes, *hétérogames sans anthérozoïdes ;*

3° La famille des *Monoblépharidées*, réduite à l'unique genre *Monoblépharis*, seul Champignon connu qui soit *hétérogame avec anthérozoïdes.*

Fig. 1535. — *b*, cellule de verre, mastiquée sur la lame ; *a*, lamelle avec la goutte de solution nutritive et les sporanges d'un Mucor (Van Tieghem).

1° Mucorinées. — Suivons pas à pas le développement du genre le plus commun, le genre Mucor, et spécialement le Mucor moisissure (*Mucor Mucedo*), dont les spores, toujours mêlées au foin, se retrouvent intactes, grâce à leur membrane externe cutinisée, dans les résidus de la digestion des Herbivores, milieu favorable à leur germination.

Il suffit de couvrir d'une cloche un peu de fumier de Cheval, pour qu'en un petit nombre de jours le thalle du Mucor l'envahisse de ses filaments ; après quoi, il développe

au dehors ses appareils sporifères (fig. 1542), qui ne sont autres que ce que l'on nomme communément la moisissure.

Cultures en cellule. — Pour obtenir des *cultures pures*, on sème dans une goutte de solution nutritive stérilisée, sur une lamelle, quelques spores, puisées directement avec un scapel dans un sporange, et l'on renverse la lamelle sur une petite *cellule* cylindrique de verre (fig. 1535), elle-même stérilisée préalablement par la chaleur (p. 1203). On peut de la sorte suivre pas à pas au microscope le développement du thalle (fig. 1514), et plus tard la formation des spores nouvelles.

Dans les intervalles des observations, les cellules sont maintenues à une température convenable, dans une chambre humide.

a) Thalle ; son polymorphisme. — En germant, la spore du Mucor (fig. 1544, III, *a-c*) allonge sa membrane intérieure

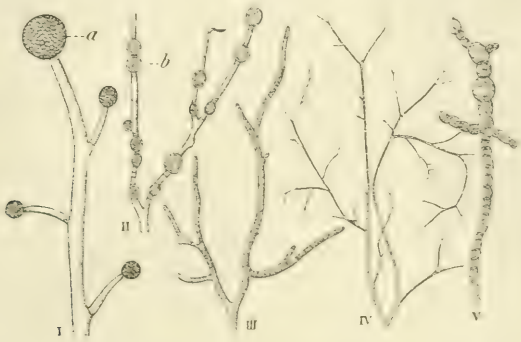


Fig. 1536. — Mucor à grappe (*Mucor racemosus*). — I, filament sporangifère ; *a*, gros sporange terminal (gr. : 60). — II, thalle avec chlamydospores ou gemmes (*b*) (gr. : 150). — III, filaments continus du thalle, développés dans une solution de sucre (gr. : 150). — IV, dans une solution de peptone à 2 p. 100 (gr. : 150). — V, thalle cloisonné, à aspect de Levure, extrait d'un moût de raisin en fermentation (gr. : 150) (Klebs).

au travers de l'exospore et se ramifie aussitôt en arborescence, sans se cloisonner transversalement : la structure est, en un mot, *continue* (fig. 1514).

Toutefois, à mesure que le thalle se développe, le corps protoplasmique se portant toujours vers l'extrémité des branches, les parties les plus anciennes finissent par ne plus renfermer qu'un liquide hyalin, et, désormais inertes, elles se séparent des parties encore actives par une cloison cellulosique ; de semblables cloisons se produisent aussi à la suite de blessures ou de ruptures locales du thalle (cloisons de cicatrisation). La masse vivante de la spore, accrue sans

cesse par l'assimilation de nouveaux aliments, s'éloigne ainsi de plus en plus du point initial.

La couche protoplasmique (fig. 1520, I, *b*), appliquée contre la membrane pectoso-cellulosique (p. 1140) et animée de courants longitudinaux de granules, alternativement de sens contraire, renferme de nombreux petits noyaux; le suc, abondant, occupe toute la portion centrale des filaments.

Ce thalle normal est susceptible d'éprouver de profondes modifications de forme, selon les conditions de sa végétation; il est, en un mot, *polymorphe*. Le Mucor à grappe (*Mucor racemosus*), par exemple, dont les sporanges sont associés en grappes (fig. 1536, I), au lieu d'être isolés, comme ceux du Mucor moisissure, ne donne, dans une solution de peptone à 1-4 p. 100 qu'un thalle grêle, à filaments terminés en pointes très fines (fig. 1536, IV); tandis que dans une solution nutritive, où l'aliment organique est représenté par le sucre, les filaments s'élargissent notablement (III).

Mais la déformation la plus remarquable de cette espèce

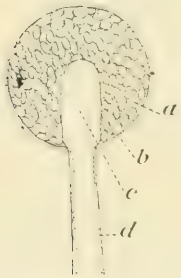


Fig. 1537.

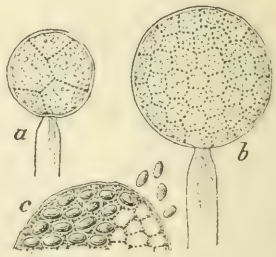


Fig. 1538.

Fig. 1537. — Sporange de Mucor (*M. Mucedo*). — *a*, spores; *b*, membrane gélifiée, hérissée d'aiguilles d'oxalate de calcium; *c*, columelle; *d*, partie supérieure du filament sporangifère dressé (gr. : 120).

Fig. 1538. — Formation des spores du Mucor. — *a*, le sporange jeune se cloisonne; *b*, le cloisonnement est terminé; *c*, les spores, à peu près mûres, sont noyées dans un périplasme granuleux, dépourvu de principes pectiques.

est celle qu'entraîne sa végétation dans la profondeur d'un liquide nourricier sucré, où l'oxygène libre vient à se raréfier et même à manquer à la longue. Dans cet état d'étouffement, le Mucor à grappe est capable de résister à l'asphyxie, et il continue à végéter : mais, d'une part, sa croissance en longueur est ralentie; d'autre part, les portions de thalle nouvellement formées, au lieu de conserver une structure continue,

se *cloisonnent transversalement*, à intervalles très rapprochés (fig. 1536, V), en même temps que les articles ainsi isolés se renflent en boules. Ces éléments s'isolent ensuite et continuent quelque temps encore leur bourgeonnement au fond du liquide. La Moisissure revêt de la sorte, en l'absence d'air libre, l'aspect d'une Levure (Ascomycète) ; en outre, comme une Levure, elle résiste à l'asphyxie en devenant *ferment alcoolique* (voy. *Levure*), c'est-à-dire qu'elle crée l'énergie qui est nécessaire à la permanence de sa vie, en décomposant le sucre en alcool, anhydride carbonique, etc.

Culture du Mucor cloisonné. — Pour obtenir rapidement cette forme cloisonnée, en chapelet, du Mucor à grappe, on peut employer le moût de bière, le jus de raisin sucré à 20 p. 100, ou un peu de jus de pruneaux, additionné d'une solution d'acide citrique à 1-2 p. 100.

La Moisissure commune (*Mucor Mucedo*), contrairement à l'espèce précédente, ne résiste que très faiblement à l'asphyxie.

b. Appareil sporifère. — Lorsque le thalle des Mucors a acquis un développement suffisant, capable d'assurer une nutrition active, on voit çà et là des rameaux se dresser verticalement *dans l'air* et se renfler à leur extrémité en un sporange, d'environ un dixième de millimètre de diamètre (fig. 1514, *a-c*). De bonne heure, le renflement se sépare du tube par une cloison (fig. 1537, *c*) : dans les Mucors, cette cloison est bombée et relevée très avant dans le sporange, et non plane, comme dans d'autres genres ; on la nomme *columelle*.

Fig. 1539. — Conidies, dites *stylospores*, de la Mortiérelle (Mucorinée), à exospore échinulée, et isolées, ou réunies en ombelle (*b*) ; *a*, thalle (gr. : 350) (Van Tieghem).

Le contenu très dense et plurinucléé de l'ébauche du sporange se divise ensuite en un grand nombre de cellules polyédriques (fig. 1538, *a*, *b*), qui s'isolent les unes des autres par gélification de la couche moyenne des membranes, s'arrondissent et forment ainsi autant de *spores*, noyées dans une gelée granuleuse nutritive (*c*) : pendant ce temps, la membrane du sporange se transforme en principes gélifiables et se hérisse de petites aiguilles rayonnantes d'oxalate de calcium (fig. 1537, *b*).

Le *tube* ou *pédicelle*, intermédiaire nourricier entre le thalle et le sporange, ne renferme plus alors qu'un contenu hyalin, avec, çà et là, un cristalloïde albuminoïde aplati

(fig. 1520, I, *d*) ; dans le jeune âge, les courants longitudinaux de granules protoplasmiques y sont fort nets.

Tube et sporange constituent l'*appareil sporifère* : toutes ensemble, ces fructifications, à membranes cutinisées, forment sur le substratum comme un gazon blanc, fin et serré.

Les spores sont mises en liberté par la liquéfaction de la

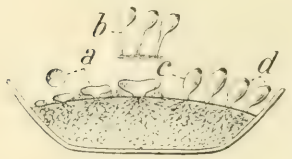


Fig. 1540.

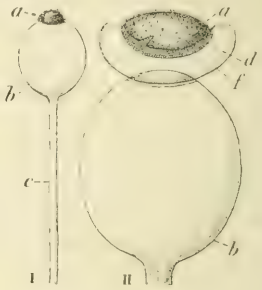


Fig. 1541.

Fig. 1540. — *a*, périthèces jaunes d'Ascobole (Ascomycète), face et profil (grand. nat.) ; *b*, filaments sporangifères de Pilobole (Mucorinée) ; *c*, ampoule du tube ; *d*, calotte cutinisée noire du sporange (un peu grossi).

Fig. 1541. — I, *c*, filament sporangifère de Pilobole (*Pilobolus roridus*) ; *b*, renflement qui le termine ; *a*, calotte noire, hérissée d'aiguilles d'oxalate de calcium et couvrant les spores (gr. : 8). — II, grossi ; *a*, calotte du sporange ; *d*, spores ; *f*, mucilage, provenant de la gélification de la zone annulaire inférieure du sporange. L'ampoule (*b*), par absorption d'eau, provoque la projection du sporange ; au haut de *b*, la columelle noirâtre (Van Tieghem).

membrane du sporange, qui, à cet effet, éprouve pendant la maturation une gélification totale (fig. 1544, II).

Dans le genre Pilobole (fig. 1540, *b*), qui fructifie facilement sur le fumier, en même temps que l'Ascobole (Ascomycète), le sporange, couvert d'une cuticule noire (fig. 1541, *a*), gélifie seulement sa zone annulaire inférieure (II, *f*) ; il est précédé d'une large dilatation du tube (*b*). A la maturité, la pression de turgescence de l'ampoule provoque la projection brusque des sporanges (*d*).

Culture. — Dans le Mucor à grappe (fig. 1536, I), l'appareil sporifère, au lieu de rester simple, se ramifie, et chaque ramuscule sporangifère s'isole du pédicelle principal par une cloison basilaire.

On remarque que le nombre des rameaux est d'autant moindre que la concentration de la solution nutritive est plus grande. Ainsi, dans une solution de glucose à 40 ou 50 p. 100, ou sur des pruneaux peu cuits, il ne se forme que peu ou pas du tout de sporanges ; la fructification est au contraire abondante sur des pruneaux préalablement épuisés par une cuisson d'environ vingt minutes.

La température minimum à laquelle se constituent les sporanges est de 4°, et la température maximum de 34° ; l'optimum est compris entre 20° et 25°. Entre ces deux dernières températures, les premières spores mûres sont déjà constituées seize ou dix-huit heures après le semis.

Phycomyce. — Une Mucorinée remarquable par le grand développement de ses fructifications est le Phycomyce brillant (*Phycomyces nitens*) : les tubes sporangifères, jaunes dans le jeune âge, plus tard brunâtres et à reflets irisés, peuvent

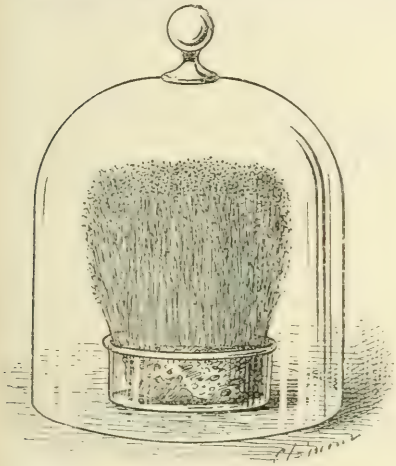


Fig. 1542.

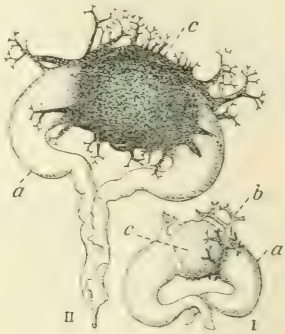


Fig. 1543.

Fig. 1542. — Culture mûre de Phycomyce (*Phycomyces nitens*, Mucorinée), développée sur une tranche de pain : on voit les nombreux tubes fructifères dressés, portant chacun un sporange (hauteur : 12 centimètres).

Fig. 1543. — Phycomyce brillant (*Phycomyces nitens*). — I, *a*, branches qui ont produit les gamètes ; *c*, œuf ; *b*, premiers poils dichotomes bruns. — II, *c*, œuf accru, entouré de son buisson protecteur (gr. : 30) (Van Tieghem).

atteindre 20 centimètres et plus (fig. 1542), et le sporange unique qui les termine acquiert un demi-millimètre de diamètre.

Les spores de cette espèce, beaucoup plus rare dans la nature que les Mucors, végètent de préférence sur les résidus de fabrication de la laque ; elles fructifient aussi sur la graisse, le pain, etc. Pour faire le semis, il suffit de délayer quelques sporanges dans un peu d'eau bouillie et de répandre le mélange sur des tranches de pain, faiblement humectées d'eau stérilisée et préalablement flambées au gaz. Au bout d'une semaine, sous cloche, les premiers tubes sporangifères jaunes, apparaissent ; ils mûrissent en quinze ou vingt jours.

Les spores du Phycomyce conservent pendant plusieurs années leur faculté germinative.

Kystes ou chlamydospores. — Quelques Mucorinées, et notamment le Mucor à grappe, peuvent former des *kystes*, indépendamment de leurs spores proprement dites, ainsi que des conidies (fig. 1539).

Les kystes (fig. 1536, *b*) naissent localement de la condensation de la masse protoplasmique, le long des filaments du thalle, et cette condensation est accompagnée de la production d'une membrane cellulosique propre, qui double celle du filament ; le nom de *chlamydospores*, donné parfois à ces éléments multiplicateurs, rappelle précisément la présence de cette double membrane. Les kystes sont arrondis et plus larges que le tube qui les a engendrés.

Dans le Mucor à grappe, les chlamydospores se forment, au bout de deux ou trois jours, dans une solution de glucose à 4 p. 100, à la température de 18°. Il ne s'en produit pas dans les solutions de peptone (1-4 p. 100) ; mais l'addition à ces dernières de chlorure de sodium (0, 2 p. 100), d'acide citrique (0,5 p. 100), de glucose (1 p. 100), provoque facilement leur apparition.

c) *Œufs.* — Chez toutes les Mucorinées, les œufs se forment par *isogamie*, *avec gamètes non ciliés*, représentant chacun un contenu cellulaire entier, comme chez les Algues de la famille des Conjuguées.

Ils prennent naissance, lorsque les conditions de la nutrition deviennent défavorables, notamment lorsque la plante est plus ou moins étouffée. Ceux des Mucors, par exemple, se forment, dans le milieu nutritif même, lorsque la culture, restée jusque-là sous cloche et abondamment pourvue de sporanges, vient à être exposée à l'air libre : le milieu nutritif se desséchant à la surface, le thalle intérieur ne tarde pas à manquer d'oxygène. Or, c'est à ce moment que l'élaboration des œufs commence.

A cet effet, deux rameaux du thalle (fig. 1544, IV, *b*), croissant l'un vers l'autre jusqu'à prendre contact, séparent chacun par une cloison leur portion terminale ; puis les membranes des deux cellules ainsi isolées se gélifient à leurs points de contact (V, *a*), et leurs contenus se fusionnent, protoplasme à protoplasme et noyau à noyau (fig. 1547, *a*, *b*). Ainsi se constitue une cellule nouvelle, l'œuf, qualifié encore de *zygote*, comme des Conjuguées (fig. 1547, *c*).

Nourri par les deux rameaux dont il procède, l'œuf s'accroît, multiplie ses noyaux, mais sans produire de cloisons cellulosiques intermédiaires et s'enveloppe d'une membrane propre épaisse. Cette dernière (fig. 1544, VI) est cartilagi-

neuse et verruqueuse dans sa couche externe (*d*), cellulosique dans sa couche interne (*b*) : le tout est recouvert de la membrane primitive (*c*) des deux cellules conjuguées. Ainsi accru et protégé par sa triple membrane, l'œuf, ordinairement noi-

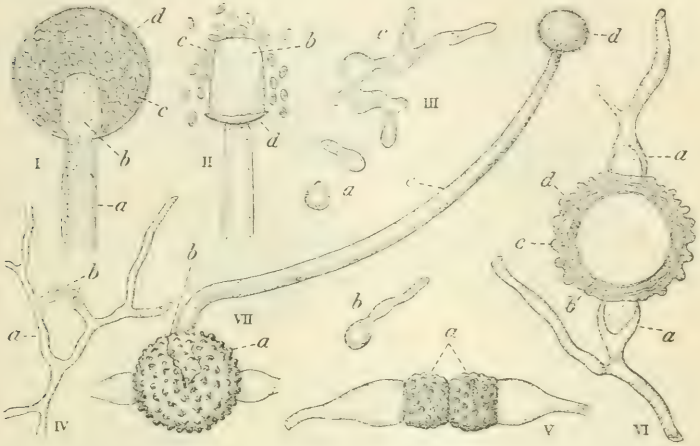


Fig. 1544 à 1546. — Spores et œufs du Mucor (*Mucor Mucedo*). — I, *a*, filament sporangifère dressé ; *b*, columelle ; *c*, spores ; *d*, membrane du sporange, gélifiée et hérissée d'oxalate de calcium. — II, sporange après la dissémination des spores (*c*) ; *d*, base du sporange. — III, *a*, spore en germination ; *b*, *c*, thalle non cloisonné. — IV, début de la formation des œufs ; *a*, thalle ; *b*, gamètes. — V, fusion des gamètes (*a*). — VI, coupe optique de l'œuf ou zygote ; *a*, gamètes vides ; *c*, membrane première de l'œuf ; *b*, *d*, membranes propres de l'œuf. — VII, germination d'un œuf en un tube terminé par un sporange (diodange), et non en thalle ; *a*, membrane verruqueuse primitive ; *b*, membrane cartilagineuse ; *c*, membrane cellulosique, allongée en tube ; *d*, sporange.

râtre, représente, bien que non cloisonné, un véritable embryon ; car il est plurinucléé. Avant de se développer, il passe par une période de vie latente.

Apogamie. — Il arrive parfois que les deux rameaux générateurs des gamètes ne prennent pas contact (fig. 1544, IV, *b*), ou bien que, le contact étant établi, la perforation ne se produise pas (fig. 1548). Dans ce cas, les gamètes accrus peuvent subsister à l'état de *simples spores*, dites *azygospores* (*f*, *g*, *i*), capables de développement, comme l'œuf.

Cette *apogamie* des Mucors rappelle celle dont les Spirogyres ont antérieurement fourni des exemples (p. 1116).

d) Germination de l'œuf. — Plus tard, lorsque les conditions ambiantes sont favorables, l'embryon germe dans le milieu

nourricier même où il est resté enfoui, en allongeant sa membrane cellulosique en un tube (fig. 1544, VII), qui aussitôt se ramifie en un nouveau thalle continu (fig. 1514).

Mais quand le développement de l'œuf s'effectue dans l'air humide, le tube initial, faute d'aliment pour se ramifier en

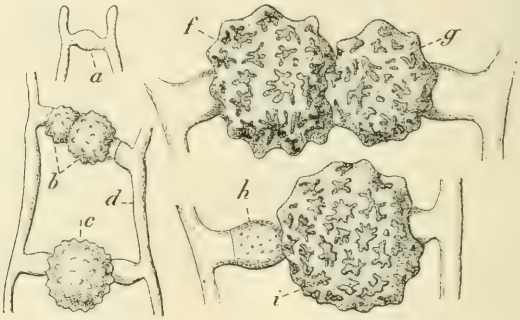


Fig. 1547. Fig. 1548.

Fig. 1547. — Mucor à grappe (*Mucor racemosus*). — *a*, fusion des deux gamètes ; *b*, gamètes accrus encore distincts ; *c*, œuf formé ; *d*, thalle.

Fig. 1548. — *f*, *g*, gamètes au contact, mais non fusionnés, et qui ont constitué deux simples spores verruqueuses (*azygospores*) ; *i*, azygospore unique ; *h*, gamète qui ne s'est pas développé (Bainier).

thalle, reste simple et se termine directement en sporange (fig. 1544, VII, *d*) ; il en est de même parfois des œufs qui germent dans les conditions normales. Les spores se développent ensuite en autant de thalles sexués.

Dans ce dernier cas, le tube de germination de l'œuf et le sporange qui le termine représentent en réalité un *diodogone*, comparable à celui que produisent en germant les œufs des Floridées (p. 1135), et le corps total du Mucor apparaît, par suite de ce développement indirect de l'œuf, comme formé de deux tronçons, l'un diodogène, très court (fig. 1544, VII), l'autre sexué, constituant le thalle proprement dit (fig. 1514).

f) *Annexes de l'œuf.* — Dans quelques Mucorinées, l'embryon, issu de l'œuf, est protégé par une formation supplémentaire spéciale, issue des deux rameaux générateurs.

Dans le Phycomyce, par exemple (fig. 1543), chacun de ces derniers donne naissance, près de la cloison, à un verticille de rameaux cutinisés (I, *b*), eux-mêmes subdivisés à plusieurs reprises, l'ensemble formant autour de l'embryon une sorte de buisson foncé, d'environ un millimètre de

diamètre. Les deux rameaux générateurs (*a*) de l'œuf sont ici arqués l'un vers l'autre, en mors de pince.

Remarque. — Par leur thalle continu, les Mucorinées rappellent les Algues Siphonées ; par l'isogamie et le mode de formation des gamètes, les Conjuguées.

En outre, comme dans ce dernier groupe de Chlorophycées, il arrive que l'union des deux gamètes ne s'effectue pas (p. 1116), mais que chaque cellule mère n'en produise pas moins, par une sorte de parthénogénèse, un embryon, capable de développement.

2° **Péronosporées.** — Parmi les parasites les plus redoutés, appartenant à cette famille, citons : le Phytophthore infestant (*Phytophthora infestans*), qui s'attaque à la Pomme de terre (p. 683) ; le Péronospore viticole (*Peronospora viticola*), cause du *mildew* de la Vigne (p. 684) ; le Cystope blanc (*Cystopus*

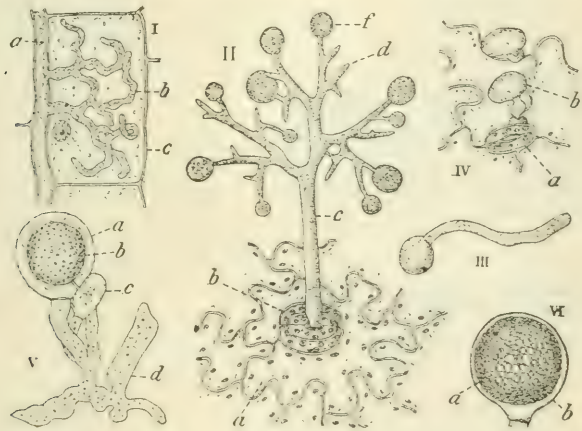


Fig. 1549 à 1554. — Péronospore (*Peronospora calotheca*). — I, *a*, filament intercellulaire du parasite ; *b*, suçoir intracellulaire rameux ; *c*, cellule hospitalière. — II, *a*, cellules épidermiques de face ; *b*, stomate ; *c*, arbuscule conidien ; *d*, stérigmates ; *f*, spores. — III, spore en voie de germination. — IV, *b*, spore en germination, pénétrant par l'ostiole du stomate *a*. — V, *a*, oogone ; *b*, oosphère ; *c*, anthéridie ; *d*, thalle. — VI, *a*, œuf (à l'intérieur de la plante, fig. 1558), *a*, à surface réticulée ; *b*, paroi de l'oogone.

candidus), qui produit la maladie du Chou, dite *meunier* ou *blanc*.

a) *Thalle.* — La thalle des Péronosporées (fig. 1549, I, *a*) est continu, comme celui des Mucorinées ; toutefois, la continuité y est souvent masquée par des épaississements locaux de la membrane (fig. 1559, *f*), tantôt incomplets (fig. 1519),

tantôt en forme de véritables bouchons, qui fragmentent la masse protoplasmique. Les filaments sont ici irréguliers, variqueux, surtout lorsque les tissus, envahis par le parasite, sont compacts (fig. 1561).

La membrane est composée de cellulose et de callose, inti-

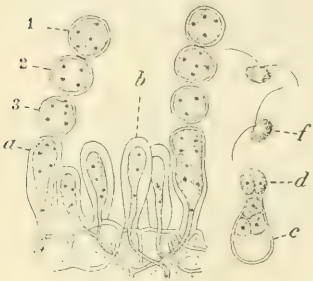


Fig. 1555.

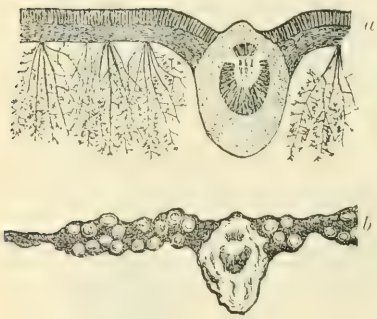


Fig. 1556 et 1557.

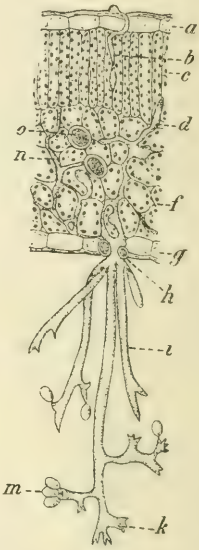


Fig. 1558.

Fig. 1555. — Cystope blanc, parasite du Chou. — *1, 2, 3*, chaînette de conidies, nées de l'extrémité renflée (*a*) d'un filament du thalle, qui sort de l'épiderme ; *b*, conidiophore jeune ; on voit les noyaux ; *c*, germination d'une conidie en un zoosporange ; *d*, sortie des zoospores ; *f*, zoospores libres, reconstituant chacune un thalle (Dangeard).

Fig. 1556 et 1557. — Péronospore de la Vigne. — *a*, coupe transversale sommaire de la feuille, avec nombreux arbuscules conidiens ; *b*, feuille desséchée, renfermant de nombreux œufs (gr. : 20).

Fig. 1558. — Coupe transversale du limbe de la feuille de Vigne, atteinte de *mildew*. — *a*, *g*, épiderme supérieur et inférieur ; *b*, filament du Péronospore, terminé en renflement respirateur à la surface ; *c*, parenchyme palissadique ; *d*, *n*, thalle du parasite ; *f*, parenchyme lacuneux ; *h*, stomate ; *i*, arbuscule conidien ; *k*, stérigmates, après la chute des spores ou conidies ; *m*, spores encore en place ; *o*, œufs, nés par fusion du contenu d'un anthéridie et d'une oosphère (voy. fig. 1549, V) (Viala).

mement mêlées : le liquide de Schweizer, qui dissout la cellulose, laisse la callose inaltérée ; la potasse et la soude caus-

tique, après ébullition prolongée, dissolvent au contraire la callose et laissent la cellulose. La callose peut d'ailleurs exister seule (Saprolègne, ...). Dans les suçoirs intracellulaires (fig. 1559, *i*, *k*), souvent rameux, la membrane propre est parfois doublée extérieurement d'une gaine de callose pure, gonflable, en effet, par l'ébullition ménagée dans la potasse, puis rapidement dissoute, pour peu que l'action se prolonge.

b) *Spores.* — Les spores ou conidies des Péronosporées se forment dans l'air.

Dans le *Cystope* (fig. 1561), elles naissent à l'extrémité renflée des filaments mycéliens, serrés côte à côte sous l'épiderme de la feuille envahie (Chou,..). Chaque renflement, nommé parfois *conidiophore* (fig. 1555, *a*), sépare, par une cloison, une première cellule, qui s'individualise à l'état de spore arrondie; après quoi, elle reprend sa croissance et en produit pareillement une seconde, et ainsi de suite, ce qui donne lieu à des chapelets de spores. Ceux-ci soulèvent peu à peu l'épiderme et finalement le déchirent.

Les spores mûres sont blanches, d'où le nom de *meunier*, donné à la maladie ; elles se désarticulent par la liquéfaction de la callose des membranes séparatrices (fig. 1561, *i*).

Dans les *Péronospores*, le thalle est pelotonné sur lui-même dans les chambres sous-stomatiques, à la face inférieure de la feuille de Vigne. De chaque amas de pseudoparenchyme se détache un rameau, qui, passant par l'ostiole du stomate (fig. 1549, II et 1556), se ramifie au dehors en un petit arbuscule, et c'est la portion terminale même des ramifications qui s'organise en une spore ; la dissémination se fait ensuite par le même mécanisme que chez les Cystopes.

La membrane des arbuscules sporifères des Péronospores diffère de celle du thalle, en ce qu'elle ne renferme que de la cellulose, sans cuticule superficielle : la callose n'existe qu'au niveau de l'articulation des spores (fig. 1561, *l*).

c) *Œufs.* — Les œufs se forment par *hétérogamie*, mais sans que les gamètes mâles s'organisent en anthérozoïdes, et ils naissent toujours à l'intérieur de la plante attaquée.

L'oogone ou gamète femelle (fig. 1549, V, *a*) est un renflement sphérique, constitué à l'extrémité d'un filament du thalle et séparé de ce dernier par une cloison ; le protoplasme actif et les noyaux, généralement nombreux (fig. 1562, *b*), s'y concentrent en une oosphère. Quant à la substance granu-

leuse inerte, ou *périplasme*, qui subsiste autour de cette dernière, elle est destinée à servir d'aliment à l'œuf. Il n'y a pas d'orifice à la paroi.

Un autre filament du thalle (fig. 1549, V, *c*) vient appliquer sur l'oogone son extrémité renflée en massue, séparée pareillement à la base par une cloison : c'est là l'*anthéridie*, élément plurinucléé (fig. 1562, *a*), comme l'oogone. En un

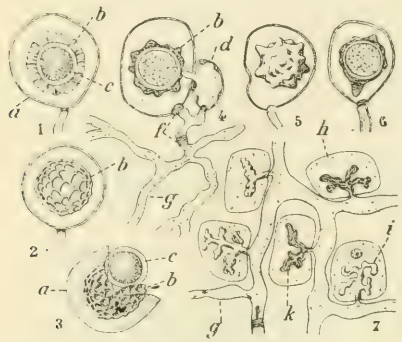


Fig. 1559.

Fig. 1560.

Fig. 1559. — Suçoirs et œufs des Péronosporées. — *1*, œuf du P. de la Vesce; *a*, paroi de l'oogone ; *b*, membrane cutinisée de l'œuf ; *c*, membrane cellulosique (en coupe optique). — *2*, le même, montrant le réseau d'épaississement de la membrane cutinisée (*b*). — *3*, œuf écrasé ; la membrane cutinisée s'est séparée de l'autre (gr. : 200). — *4*, Plasmopara de la Fumeterre (*P. affinis*) : *b*, œuf formé ; *d*, anthéridie vide ; *f*, amas de callose ; *g*, thalle. — *5*, œuf mûr, mamelonné. — *6*, le même, en coupe optique (gr. : 200). — *7*, Péronospore de l'Hellébore (*P. pulveracea*) ; *g*, thalle dans le parenchyme lacuneux (*h*), avec bouchons calleux ; *i*, suçoir entier à double paroi ; *k*, suçoir en coupe, montrant la gaine formée par *h* (gr. : 120) (Mangin).

Fig. 1560. — *a*, pédicelle et conidie du Phytophthore infestant, avec papille terminale ; *b*, la même, germant en zoosporange (gr. : 400) ; *c*, zoospores à 2 cils ; *d*, germination en thalle (Frank).

point, l'anthéridie liquéfie et traverse la paroi de l'oogone, puis s'allonge en tube jusqu'à l'oosphère (fig. 1562, *c*), dans laquelle se déverse alors partiellement son contenu ; de la sorte l'œuf se trouve constitué. Il est à remarquer qu'un seul des noyaux de l'anthéridie s'unit à un seul des noyaux de l'oogone (fig. 1562) ; les autres ne jouent aucun rôle, et, dans l'oogone, ils sont rejetés dans le périplasme (*b*).

L'œuf s'entoure d'une membrane épaisse, qui se différencie en deux couches : l'externe brune, unie ou relevée de crêtes en réseau (fig. 1559, *b*) ou de tubercules, et doublée de la paroi de l'oogone (*a*) ; l'intérieure (*c*), ordinairement subdivisée en deux. L'une et l'autre sont celluloso-callosiques.

Par exception, chez certaines espèces (Péronospore de la Vesce, Cystope), la membrane externe de l'œuf paraît essentiellement composée de principes azotés.

d) Développement de l'œuf. — En automne, les œufs tombent sur le sol humide avec les feuillles qui les renferment (fig. 1558, *o*) et passent l'hiver à l'état de vie latente.

Au printemps suivant, ils germent, toujours suivant le *mode indirect*. En effet, à peine accru, l'œuf se constitue en un

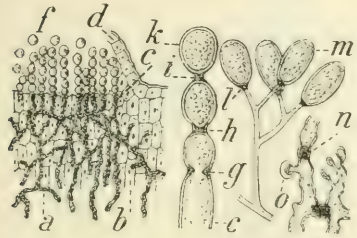


Fig. 1561.

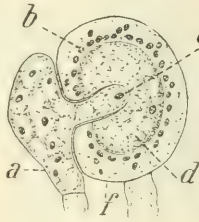


Fig. 1562.

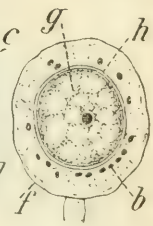


Fig. 1563.

Fig. 1561. — *a*, thalle du Cystope blanc du Chou ; *c*, conidiophores, produisant les chaînettes de conidies (*f*) ; *b*, parenchyme de la feuille de Chou ; *d*, épiderme déchiré (gr. : 80) ; *k*, conidie mûre, qui se désarticule en *i*, grâce à une bande de callose ; *g*, *h*, formation de l'anneau de callose, qui s'oblitère petit à petit (*i*) ; *c*, conidiophore (gr. : 400). — *m*, conidies du Plasmopara, qui se détachent en *l*, bande de callose (gr. : 150). — *n*, bouchon calleux du thalle d'un Péronospore (*Peronospora parasitica*) ; *o*, suçoir intracellulaire (gr. : 300) (Mangin).

Fig. 1562. — Formation de l'œuf des Péronospores (*Peronospora Ficariæ*). — *a*, anthéridies à plusieurs noyaux stériles ; *c*, noyau mâle, porté dans l'oogone ; *f*, oogone ; *b*, noyaux stériles, refoulés dans le périplasme ; *d*, oosphère.

Fig. 1563. — Même plante. — *g*, œuf formé ; *h*, sa membrane, encore simple ; *f*, paroi de l'oogone ; *b*, noyaux qui disparaissent (Berlese).

zoodiodange, donnant issue à un petit nombre de *zoodiodes à deux cils*, insérés latéralement. Lorsque ces dernières viennent à être transportées par le vent ou la pluie sur les feuilles nouvelles de la Vigne, etc., elles se meuvent pendant quelque temps, puis s'enveloppent d'une membrane ; après quoi, elles germent et se développent en un nouveau thalle ou *tronçon sexué*, en pénétrant dans l'intérieur de la plante hospitalière par les orifices stomatiques (fig. 1549, IV).

Le zoodiodange représente ici un diodogone rudimentaire, dépourvu de portion végétative, et par conséquent négligeable quantitativement, par rapport au tronçon sexué ou thalle proprement dit. Sous ce rapport, le développement d'une Péro-

nosporée est tout à fait comparable à celui d'un Œdogone ou d'un Bulbochète (p. 1128).

Quant aux spores proprement dites ou conidies, elles germent, tantôt directement en un thalle (fig. 1549, III), tantôt indirectement, en passant par l'état de zoosporange, comme les œufs (fig. 1560, *b* et 1555, *c*).

3° Saprolégniées. — Des Péronosporées se rapprochent les Saprolégniées, Champignons ordinairement saprophytes, comprenant les genres *Saprolègne*, *Achlya* et *Pythium*.

Le genre Saprolègne (fig. 1564) se développe dans les

Fig. 1564.

Fig. 1565.

Fig. 1564. — Formation des œufs du Saprolègne (*Saprolegnia monoica*). — *a*, anthéridies vides, avec leur prolongement tubuleux dans l'oogone; *b*, filament anthéridien; *c*, oogone, avec trace ovale de plusieurs tubes anthéridiens, et nombreuses oosphères; *d*, thalle végétatif non cloisonné (gr. : 300) (Pringsheim).

Fig. 1565. — Formation des zoospores de l'Achlya (*Achlya racemosa*, Saprolégnée). — *a*, zoosporange, peu avant la maturité; *b*, extrémité du filament végétatif; *c*, amas de zoospores, expulsés de trois zoosporanges (*d*) et encore enveloppés d'une membrane délicate; *f*, zoospores; *g*, leur germination (gr. : 100) (Hildebrand).

cadavres de divers animaux (Poissons), qu'il recouvre à la maturité d'une sorte de mousse blanchâtre, constituée par ses filaments sporifères rayonnants : ces derniers se terminent, non par des spores immobiles, mais par des *zoosporanges* (fig. 1565, *a*), d'où sortent des zoospores à deux cils, insérés latéralement (*f*). Les zoospores, une fois fixées, germent en constituant un nouveau thalle.

Les œufs se produisent par le même mécanisme que chez les Péronosporées ; toutefois, l'oogone peut renfermer ici un assez grand nombre d'oosphères (fig. 1564), auquel cas plusieurs anthéridies (*a*) viennent s'appliquer à sa surface pour les féconder.

4° **Monoblépharidées.** — Quant au genre Monoblépharis (fig. 1566), aquatique comme les Saprolègnes, il offre la particularité, unique chez les Champignons, de former ses

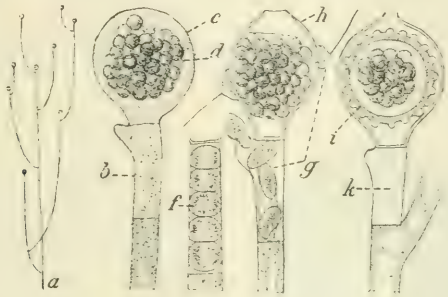


Fig. 1566. — *a*, Monoblépharis (*Monoblepharis sphærica*), plante entière, portant des oogones ; *b*, anthéridie jeune ; *f*, *id.*, avec 5 anthérozoïdes ; *g*, sortie des anthérozoïdes à cil unique postérieur ; *k*, anthéridie vide ; *c*, oogone ; *d*, oosphère granuleuse ; *h*, orifice ; *i*, œuf verruqueux (gr. : 700) (Cornu).

œufs par *oosphères* et *anthérozoïdes*, c'est-à-dire par le mode hétérogamique le plus différencié, mode si fréquent chez les Algues : à ce titre, il forme le type d'une famille spéciale, celle des Monoblépharidées, voisine des Saprolégniées.

L'oogone des Monoblépharis est terminal (fig. 1566, *a*) : son oosphère (*d*) est très granuleuse. L'élément sous jacent (*b*) représente l'anthéridie : il différencie un petit nombre d'anthérozoïdes (*f*, *g*), pourvus d'un seul cil, long et droit, et en outre postérieur, comme d'ailleurs celui des zoospores (p. 721).

3. — Basidiomycètes. — Les Champignons typiques de cet ordre sont caractérisés par leur fructification ou appareil sporifère en forme de chapeau (fig. 1567). Les plus communs sont les Agarics, dont une espèce est cultivée sous le nom de Champignon de couche, les Bolets (Bolet comestible ou Cèpe), les Polypores (fig. 1576), etc. Quelques genres (Trémelle) sont gélatineux.

Les Basidiomycètes ne se reproduisent que par *spores*.

savoir, des spores typiques ou *basidiospores* (fig. 1568, *b*) et des *conidies* (fig. 1579). Les plus nombreux sont saprophytes; quelques-uns pourtant constituent des parasites redoutés (Agaric de miel, p. 676 et fig. 1515).

1° **Agaric**. — Ce vaste genre se subdivise en un grand nombre de sous-genres, fondés sur la conformation du chapeau : ainsi, le Champignon de couche appartient au sous-genre Psalliote (P. champêtre : *Psalliota campestris*) ; l'Agaric de miel, au sous genre Armillaire (*Armillaria mellea*).

a) *Thalle*. — Le *thalle* des Agarics (fig. 1569), ordinairement saprophyte, végète dans l'humus des forêts et des

Fig. 1567.

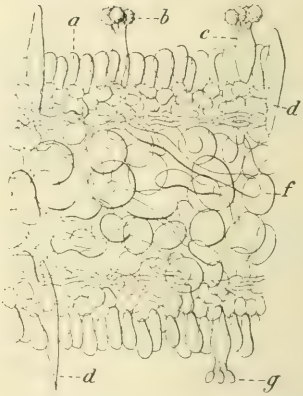


Fig. 1568.

Fig. 1567. — Chanterelle comestible (*Cantharellus cibarius*) : appareil sporifère, jaune (grand. nat.).

Fig. 1568. — Coupe transversale d'une lame sporifère de Russule (*Russula lutea*). — *a*, hyménе ; *b*, spores constituées ; *c*, baside tétrasporée ; *d*, cystides, cellules renflées, plus allongées que les basides, et ayant donné une spore, *f*, filaments du thalle ; *g*, spores jeunes (Fayod).

prairies, sur le bois mort, etc. ; ses filaments sont toujours cloisonnés transversalement. Çà et là ils s'associent en lames ou cordons blanchâtres de pseudoparenchyme, parfois très épais : mélangés au fumier, ces cordons de strome constituent le *blanc de Champignon* des horticulteurs.

Dans l'Agaric de miel, parasite des Pins (p. 677), les cordons stromatiques noirâtres qui sortent de la racine envahie (fig. 1515, *b*) ont reçu le nom de *rhizomorphes*, en raison de leur ressemblance avec des racines.

Culture. — Le Champignon de couche est cultivé en grand dans les carrières souterraines des environs de Paris, en Touraine, etc. Le substratum nourricier est le fumier de Cheval.

Ce dernier séjourne d'abord au dehors, en tas hauts d'un peu plus d'un mètre (*planchers*), pendant environ trois semaines. Les fermentations qui s'y accomplissent élèvent la température jusqu'à 90 degrés et rendent la masse, à peu près réduite de moitié au bout de ce temps, propre à l'alimentation du Champignon.

Le fumier fermenté est ensuite descendu dans la carrière et monté en *meules*, c'est-à-dire en bandes prismatiques parallèles, d'environ 40 centimètres de largeur à la base et de même hauteur. Pour les ensemencer (*larder*), on y introduit des fragments de fumier, chargés de *blanc vierge*, que l'on entretient dans des meules spéciales, mais que l'on peut obtenir aussi en culture pure dans le laboratoire ; puis on recouvre les meules d'une couche de sable ou de terre.

Le thalle envahit rapidement le fumier, à la faveur surtout de la température de 15 à 20 degrés qui y règne ; après quoi, les filaments s'engagent dans le sable, c'est-à-dire dans un milieu peu nourricier, et là, comme il arrive toujours en pareil cas, ils se disposent à fructifier. La champignonnière doit être convenablement aérée, et la température se maintenir à environ 20 degrés.

Trois mois seulement après le semis, la première récolte mûrit ; on sait que les fruits sont fréquemment attaqués par des parasites (p. 680).

b) Appareil sporifère. — Pour constituer l'appareil sporifère, les cordons du thalle ramifient activement leurs filaments et forment, çà et là, une sorte de petit tubercule ovoïde très serré (fig. 777). Plus tard, un étranglement circulaire limite le pied et le chapeau, encore enveloppés à ce moment par une membrane protectrice, nommée *volve*.

Par les progrès de la croissance du fruit, la volve distendue se déchire latéralement, mettant à nu le pied, à la base duquel elle peut subsister sous forme de lambeaux, ainsi qu'à la surface même du chapeau. Ces débris de la volve disparaissent rapidement dans le Champignon de couche et dans les Agarics en général (fig. 1570) ; ils restent au contraire très apparents dans les Amanites.

L'Amanite aux mouches (*Amanita muscaria*), par exemple, communément nommée Fausse-Oronge, offre non seulement un reste de la volve à la base du pied, mais encore de petites pellicules blanches, disséminées sur son chapeau écarlate. Cette espèce, très vénéneuse, se distingue par là de l'Amanite oronge ou Oronge vraie, qui est comestible ; le chapeau de cette dernière, d'un rouge orange, est en effet entièrement dépourvu de lambeaux de volve.

A la face inférieure du chapeau apparaissent petit à petit

des *feuillets rayonnants* de pseudoparenchyme (fig. 1572, *b*),

Fig. 1570.

Fig. 1571.

Fig. 1569.

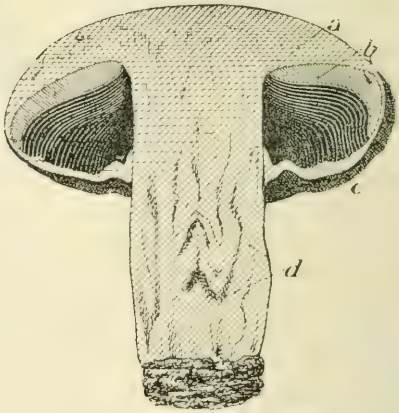


Fig. 1572.

Fig. 1569. — Thalle du Champignon de couche (*Psalliota campestris*) ; *a*, mycélium ; *b*, cordons de strome (grand. nat.).

Fig. 1570. — Fructifications jeunes, nées du thalle précédent.

Fig. 1571. — Chapeau, dont le voile s'est partiellement déchiré, ce qui a fait apparaître les lames sporifères.

Fig. 1572. — Coupe du fruit mûr. — *a*, pseudoparenchyme ; *b*, lames sporifères ; *c*, bord du voile ; *d*, pied.

qui s'étendent depuis le pied jusqu'au pourtour du chapeau : ce sont ces lames ou feuillets qui produisent les spores.

Dans le jeune âge, les lames sporifères sont masquées par

un *voile* (fig. 1571), qui va du bord du chapeau à la partie supérieure du pied ; mais par suite de l'extension latérale du chapeau, ce voile se déchire circulairement, en laissant autour du pied, chez certains Agarics, comme l'Agaric de miel, une lame frangée, nommée *anneau*. La présence ou l'absence de l'anneau est à considérer dans la classification.

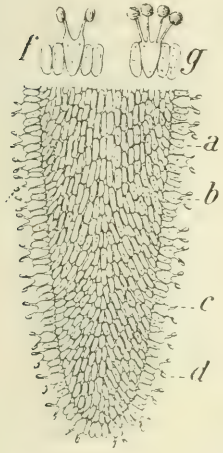


Fig. 1573.

Fig. 1574.

Fig. 1575.

Fig. 1573. — Coupe d'une lame sporifère d'Agaric. — *a*, cellules stériles de l'hymène ; *b*, basides à deux spores ; *c*, stérigmate ; *d*, spore ; *f*, baside précédente grossie ; *g*, baside tétrasporée.

Fig. 1574. — Appareil sporifère d'Hydne (*Hydnum repandum*) (grand. nat.).

Fig. 1575. — Coupe du chapeau. — *a*, paroi ; *b*, pointes hyméniales.

La *section transversale des lames sporifères* (fig. 1573), pratiquée parallèlement au pied, montre que les filaments mycéliens sont associés en pseudoparenchyme lâche et qu'ils cheminent parallèlement aux deux faces des lames. Vers leur terminaison, ils s'infléchissent latéralement et se terminent superficiellement par des cellules renflées, placées côte à côte en manière d'épiderme ; parmi ces cellules, les unes demeurent stériles (fig. 1573, *a*), les autres (*b*) produisent les spores, au nombre de deux seulement par cellule mère dans le Champignon de couche, de quatre dans la généralité des espèces d'Agarics (fig. 1568). Toutes ensemble, ces cellules superficielles forment une membrane, l'*hymène* ou *hyménium ;* les cellules mères des spores sont les *basides*.

La dessiccation du fruit mûr entraîne, par contraction du chapeau, un froissement des lames les unes contre les autres, ce qui occasionne la chute des spores. Posé sur une feuille de papier, un chapeau de Champignon de couche y dépose en une journée des traînées noires rayonnantes de spores, correspondant aux intervalles des feuillets du fruit, l'ensemble figurant une étoile à rayons très rapprochés.

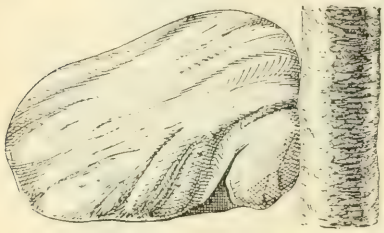


Fig. 1576. — Polypore, à chapeau sessile (réduit).

Les *Coprins* (fig. 1517), Basidiomycètes remarquables par la facilité avec laquelle ils produisent des sclérotes (p. 1139), portent, comme les Agarics, des feuillets sporifères rayonnants : ces derniers noircissent à la maturité et subissent alors une sorte de liquéfaction, ce qui provoque vite leur affaissement.

Rappelons que les Basidiomycètes renferment dans leur appareil sporifère, outre des matières azotées solubles, et souvent des alcaloïdes toxiques : du glycogène, du tréhalose et de la mannite (p. 123), qui contribuent à donner à la plante sa valeur alimentaire.

Les Basidiomycètes produisent aussi, indépendamment de leurs spores typiques ou *basidiospores*, des *conidies* (fig. 1579).

Formes principales de l'hymène. — Chez les Polypores (fig. 1576), Champignons saprophytes ou parasites, à chapeau ordinairement sessile, et chez les Bolets (Cèpe : *Boletus edulis*), qui sont pourvus d'un pied central, les basides, au lieu de couvrir les lames rayonnantes, tapissent les *tubes* serrés, qui garnissent entièrement la face inférieure du chapeau (fig. 1577, *a*, *c*) : l'hymène est, en un mot, *tubulé*, et non plus lamelleux, comme celui des Agarics.

Dans la Fistuline, et notamment la Fistuline hépatique ou Langue de Bœuf, les *tubes*, au lieu d'être unis entre eux, *pendent librement sous le chapeau* rouge foncé et charnu de cette espèce comestible.

Ailleurs, comme dans le genre sessile Dédalée, fréquent sur le Chêne (*Dædalea quercina*), l'hymène se présente sous l'aspect de *lames anastomosées* en un réseau à mailles irrégulières, occupant la face libre de la fructification.

Les Hydnes (*Hydnum*) offrent la face inférieure de leur chapeau hérissée de prolongements coniques (fig. 1574), et ce sont ces *pointes libres* que recouvre l'hymène sporifère ; quelques espèces (*Hydnum repandum*,..) sont comestibles.

Enfin l'hymène peut être renfermé dans un *appareil sporifère clos*, comme chez les Lycoperdons (fig. 1580).

2° Principales familles de Basidiomycètes. — La conformation et la localisation des basides conduit à distinguer *trois familles* dans l'ordre des Basidiomycètes.

1° Les Basidiomycètes les plus nombreux, caractérisés essentiellement par leur *hymène nu*, quel que soit d'ailleurs sa forme (fig. 1573), et par leurs *basides indivises*, forment la nombreuse famille des *Hyménomycètes* (Agaric, Bolet, Polypore, Hydne,...).

2° Les genres à *appareil sporifère clos*, qui différencient leurs basides, également indivises, non plus à la surface, mais

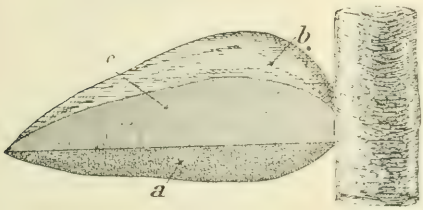


Fig. 1577.

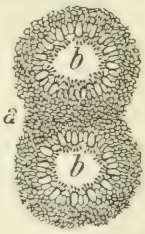


Fig. 1578.

Fig. 1577. — Coupe de l'appareil sporifère d'un Polypore. — *b*, pseudoparenchyme du chapeau ; *c*, coupe longitudinale des tubes sporifères ; *a*, orifices des tubes.

Fig. 1578. — Coupe transversale de deux tubes sporifères de Polypore. — *a*, pseudoparenchyme ; *b*, basides tétrasporées (gr. : 40).

contre la paroi des lacunes du pseudoparenchyme intérieur, constituent la famille des *Gastromycètes*.

Tel est le Lycoperdon (fig. 1580), vulgairement nommé Vesse-de-Loup, et dont l'appareil sporifère, arrondi ou pyriforme, d'abord blanc, plus tard brun, apparaît fréquemment en été sur les pelouses sèches. A la maturité, la paroi parcheminée se déchire au sommet et donne issue à la masse pulvérulente intérieure (*gleba*), formée d'un mélange de spores brunes et de débris de filaments du thalle.

Une espèce remarquable de cette famille, le Boviste géant (*Bovista gigantea*), voisine des Lycoperdons, produit, dans un laps de temps parfois très court, un appareil sporifère souvent plus volumineux que la tête et dont le poids peut atteindre jusqu'à 10 kilogrammes.

3° Enfin, les Basidiomycètes, dont l'appareil sporifère, ordinairement *gélatineux*, produit des *basides cloisonnées trans-*

versalement en quatre cellules (Auriculaire, fig. 1583, I), quelquefois *longitudinalement*, par deux cloisons en croix (Trémelle, fig. 1583, II), constituent la famille des *Trémelli-*

Fig. 1579.

Fig. 1580.

Fig. 1579. — *a*, thalle cloisonné d'Agaric, produisant çà et là des touffes de conidies (*b*); *c*, conidies libres.

Fig. 1580. — Appareil sporifère de Lycoperdon, donnant issue aux spores (réduit).

nées, du nom du genre Trémelle, qui forme sur les bois morts des expansions sporifères aplaties, tremblotantes, à

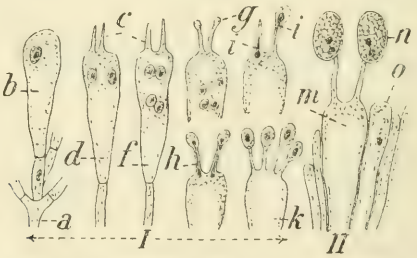


Fig. 1581. — Formation des basidiospores du Tricholome (*Tricholoma virgatum*). — I, *a*, filament du thalle : *b*, baside; *d*, à deux noyaux et deux stérigmates; *f*, quatre noyaux ; *g*, ébauche première des spores ; *h*, les noyaux étirés s'y engagent ; *i*, noyaux étirés (celui de droite presque entièrement monté) ; *k*, les quatre spores jeunes avec leur noyau. — II, *n*, spores mûres : *m*, baside ; *o*, filaments stériles de l'hymène (Rosenvinge).

replis contournés cérébriformes, et dont les basides, noyées dans une gelée amorphe (fig. 1584, *d*), se constituent sur toute la surface libre de la masse gélatineuse.

Dans le genre Auriculaire, l'appareil sporifère, en forme d'oreille, est de consistance coriace (fig. 1582), et les basides ne se constituent qu'à la face supérieure, ordinairement lisse.

Dans ces deux genres Trémelle et Auriculaire, les basidiospores naissent sur des stérigmates émanés, soit latéralement (Auriculaire), soit terminalement (Trémelle), des quatre cellules de la baside (fig. 1583), et ces stérigmates sont assez allongés pour porter les spores jusqu'à la surface de la gelée enveloppante (fig. 1584, *m*).

3° Formation des spores. — 1° Pour former les spores, les *probasides* ou cellules mères uninucléées des basides indivises des Hyménomycètes subdivisent leur noyau (fig. 1581), en direction transversale, par deux bipartitions successives, en quatre autres (*f*) (parfois deux seulement) ; après quoi se constituent quatre prolongements cellulaires, généralement terminaux, dits *stérigmates* (*c*). Dans ces derniers s'engagent les noyaux, non sans s'étirer (*i*, *h*), accompagnés respectivement de la bande de protoplasme qui leur correspond, tout le long de la baside. Les quatre renflements ainsi ébauchés (*k*) ne sont autres que les spores typiques, c'est-à-dire les *basidiospores ;* à mesure qu'elles mûrissent (*n*), la baside et les stérigmates se vident.

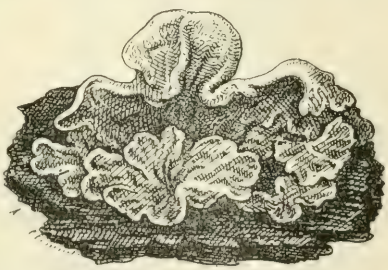


Fig. 1582. — Thalle cérébriforme d'Auriculaire (grand. nat.).

2° La formation des spores des Trémelles ne diffère pas autrement de ce qui vient d'être dit que par la constitution de deux cloisons longitudinales, perpendiculaires l'une à l'autre, et qui passent entre les quatre noyaux. Quant aux Auriculaires, leurs basides étant cloisonnées transversalement, les stérigmates naissent sur le côté des cellules mères (fig. 1583, I, *b*).

L'élément mère ovoïde d'une baside de Trémelle, en un mot la *probaside*, offre d'abord, comme les éléments ordinaires du thalle, deux noyaux (fig. 1584, *h*), qui bientôt se fusionnent en un seul (*i*). A la suite de cette rénovation nucléaire, qui rend l'élément apte à effectuer rapidement les développements ultérieurs, le noyau se divise en deux, puis en quatre (*k*), et les cloisons longitudinales apparaissent ; la baside étant ainsi constituée, les quatre prolongements terminaux (*f*) se développent, portant à la surface de la gelée

(*d*) les stérigmates (*a*), à l'extrémité desquels se constituent ensuite, à la manière ordinaire, les basidiospores.

En germant, les spores des Trémellinées ne se développent pas directement en thalle. Il y a production préalable de spores conidiennes très petites, arquées dans les Auriculaires (fig. 1583, *f*) et groupées à l'extrémité de courtes ramifications

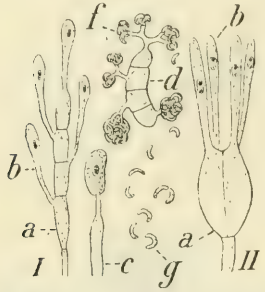


Fig. 1583.

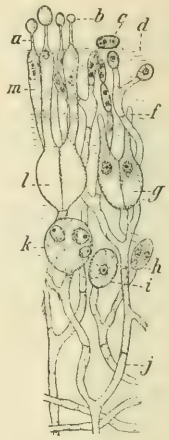


Fig. 1584.

Fig. 1583. — I, *a*, baside d'Auriculaire (*Auricularia sambucina*), cloisonnée transversalement ; *b*, stérigmate et ébauche des spores (gr. : 250) ; *c*, stérigmate et spore mûre ; *d*, germination d'une basidiospore dans l'eau ; *f*, groupe de conidies ; *g*, conidies libres (gr. : 350). — *a*, baside de Trémelle (*Tremella lutescens*), cloisonnée longitudinalement ; *b*, stérigmates (gr. : 400) (Brefeld).

Fig. 1584. — Trémelle mésentérique (*Tremella mesenterica*). — *j*, thalle ; *h*, cellule mère à deux noyaux, fusionnés en un seul (*i*) ; *i*, *k*, probasides jeunes, à un, deux et quatre noyaux ; *g*, les quatre cellules de la probaside poussent des prolongements (*f*) (deux visibles seulement) ; *l*, probaside vide avec ses quatre prolongements (*m*) et ses stérigmates (*a*), portant des spores jeunes (*b*) ; *c*, spore mûre tombée ; *d*, gelée du thalle (gr. : 450) (Dangeard).

de la spore, maintenant allongée et cloisonnée (*d*), ce qui augmente considérablement le pouvoir multiplicateur de la plante.

Parasitisme. — Certains Basidiomycètes sont parasites sur d'autres Champignons du même ordre, ou sur d'autres végétaux.

Tels sont : le Marasmius de l'Olivier, l'Agaric de miel des Pins (fig. 1515), le Polypore blanc du Bouleau (fig. 1576). Les Nyctales sont d'ordinaire parasites sur les Russules (*Russula nigricans*) : ces deux genres appartiennent l'un et l'autre à la famille des Hyménomycètes.

Mais le parasitisme de ces Champignons est purement facultatif (p. 663). On a pu, en effet, cultiver le Nyctale en milieu stérilisé, sur pomme de terre, sur carotte, ou sur navet, en partant par exemple des conidies ou chlamydospores étoilées, qui, de bonne heure, forment un revêtement brun au chapeau des Russules attaquées. Il ne faut pas confondre ces conidies avec les spores proprement dites ou basidiospores, qui naissent sur les lames rayonnantes du Nyctale.

4. — Urédinées. — A ce groupe de Champignons, tous parasites, appartiennent les *Puccinies* (fig. 1585), dont une espèce, la Puccinie du gramen (*Puccinia graminis*) donne au Blé la maladie connue sous le nom de *rouille* (fig. 1588).

Le *thalle* des Urédinées est toujours cloisonné transver-

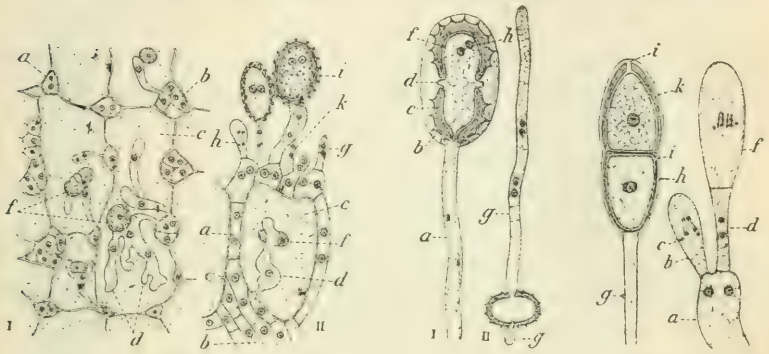


Fig. 1585. Fig. 1586. Fig. 1587.

Fig. 1585. — Puccinie du Gramen, sur Avoine. — I, *a*, filament intercellulaire du thalle (articles à 2 noyaux) ; *b*, groupe de filaments, associés en pseudo-parenchyme, et d'où part un suçoir ; *c*, parenchyme de l'Avoine ; *d*, suçoir rameux ; *f*, noyaux, dont un enveloppé. — II, coupe dans une tache de rouille ou sore : *a-f*, comme précédemment ; *g*, cellule mère d'une spore, à 2 noyaux ; *h*, division des noyaux en 4 ; *k*, pédicelle de la spore avec 2 noyaux ; *i*, spore avec les deux autres (gr. : 300) (Sappin-Trouffy).

Fig. 1586. — I, urédospore de la Puccinie du gramen ; *a*, pédicelle à deux noyaux ; *b*, membrane primitive du filament ; *c*, exospore avec épines ; *d*, pores germinatifs (de 5 à 8) à l'équateur ; *f*, endospore ; *h*, noyaux (gr. : 550). — II, germination ; *g*, début du thalle avec deux couples de noyaux ; en bas, tube stérile (gr. : 225) (Sappin-Trouffy).

Fig. 1587. — *g*, pédicelle de la probaside ou téleutospore bicellulaire (*k*, *h*) de la Puccinie du gramen ; *i*, *i*, pores germinatifs ; *a*, filament mycélien, produisant deux probasides ; *b*, cellule mère ; *c*, nucléoles et noyaux en division ; *d*, pédicelle à deux noyaux ; *f*, probaside encore simple, avec les noyaux en voie de division (gr. : 600) (Sappin-Trouffy).

salement (fig. 1585, *a*, *b*), tantôt en simples cellules, uninucléées (Uromyce, thalle jeune de la Puccinie), tantôt et plus ordinairement en articles renfermant jusqu'à six noyaux, cas fréquent surtout dans les suçoirs intracellulaires. Ces derniers (*d*), comme du reste aussi ceux des Péronosporées, sont tantôt cylindriques, tantôt claviformes, tantôt spiralés ou dichotomes, etc.

Le *noyau* au repos ne comprend que *deux chromosomes* fusionnés (fig. 73 et 1596) ; au centre, on remarque un nucléole, et tout autour une membrane. Il est toujours beaucoup plus petit dans les cellules végétatives que dans les

spores, où il peut atteindre $0^{mm},005$; sa division a été précédemment étudiée (p. 49).

Reproduction et développement de la Puccinie. — Pour parcourir toutes les phases de son développement, la Puccinie du gramen exige deux plantes hospitalières (*parasite diœcique*, p. 663) : le Blé et la Berbéride ou Épine-vinette (fig. 1593). Et il suffit de proscrire cette dernière plante du voisinage des cultures de Blé pour empêcher la maladie de se propager.

Considérons le parasite successivement sur chacune de ses deux plantes hospitalières.

1° *Sur le Blé : urédospores et téleutospores.* — Le thalle intercellulaire (fig. 1585, *a*), çà et là intracellulaire par ses suçoirs (*d*), naît sur le Blé au commencement de l'été, par le développement d'une spore venue de l'Épine-vinette. En germant sur une feuille, cette spore développe, comme à l'ordinaire, un tube mycélien, qui pénètre dans les espaces intercellulaires de l'organe par l'ostiole d'un stomate, pour, de là, se répandre dans la tige feuillée entière.

Ce thalle donne lieu ensuite à deux sortes de spores, les *urédospores* ou spores d'été et les *téleutospores* ou spores d'automne ; ces dernières, on va le voir par leur mode de germination, méritent proprement le nom de *probasides*.

a) *Urédospores.* — Çà et là, les rameaux périphériques du thalle viennent se serrer les uns contre les autres, sous l'épiderme de la feuille, en plages allongées suivant les nervures, et ils se terminent chacun par une cellule renflée, pourvue de deux noyaux (fig. 1585, II, *g*). Un cloisonnement transverse, précédé d'une bipartition de ces noyaux (*h*), divise cet élément en deux autres, également binucléés : et tandis que l'inférieur (*k*) s'allonge en *pédicule*, l'autre (*i*) constitue une *spore* ou *conidie*, ovoïde. Ces spores pédicellées (fig. 1586, I), d'un rouge orange, à noyaux très développés, soulèvent peu à peu, puis déchirent l'épiderme ; elles apparaissent alors groupées en traînées pulvérulentes rouges, constituant ce que l'on nomme la *rouille orange* (fig. 1588).

Disséminées par le vent, ces spores conidiennes propagent la maladie sur le Blé. Celles qui s'arrêtent sur les feuilles développent, par un de leurs quatre pores germinatifs latéraux (fig. 1586, II), un tube qui s'engage dans l'ostiole d'un stomate, puis s'accroît et fructifie à son tour comme il vient

d'être dit : celles qui tombent sur le sol se détruisent, après une courte période de germination.

On donne parfois à cette génération de spores conidiennes le nom d'*urédospores* (fig. 1586), du nom d'Urède (*Uredo*), donné anciennement au parasite du Blé, que l'on considérait

Fig. 1588.

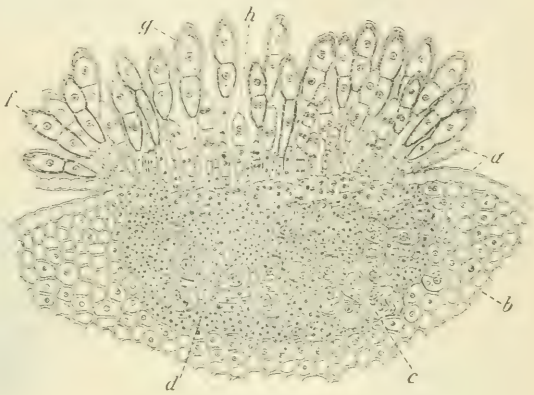


Fig. 1589.

Fig. 1588. — Portion de feuille de Blé, portant plusieurs sores d'urédospores de Puccinie (grand. nat.).

Fig. 1589. — Coupe d'un sore de probasides ou téleutospores de la Puccinie du gramen. — *a*, épiderme, soulevé et déchiré par les probasides (*g*) ; *h*, probaside jeune, à cellules encore binucléées, plus tard à noyau fusionné (*g*) ; *f*, pore germinatif ; *b*, parenchyme sclérifié, bordant le sore ; *c*, cellule de parenchyme avec suçoir ; *d*, filaments du thalle, associés en pseudoparenchyme (gr. : 100) (Sappin-Trouffy).

alors comme un genre tout à fait distinct du parasite de la Berbéride, nommé, lui, Écide (*Æcidium*).

b) Téleutospores ou probasides. — Vers la fin de l'été, c'est une rouille distincte, la *rouille noire*, qui se constitue sur les feuilles du Blé.

Les spores qui la composent, pédicellées comme les urédospores, sont pyriformes (fig. 1589, *g*) et en outre divisées en deux éléments par une cloison transversale : ces deux éléments, ainsi d'ailleurs que le pédicelle, sont pourvus chacun de deux noyaux (fig. 1589, *h* et 1597, I), issus de la division répétée des deux noyaux de la cellule mère originelle.

Mais ici, en même temps que la membrane de la spore bicellulaire s'épaissit et se cutinise extérieurement, on constate

que les deux couples de noyaux, qui restent toujours libres dans les cellules végétatives, se fusionnent en un seul très gros (fig. 1589, *g*). Les deux noyaux conjugués de chaque cellule appartenant à deux lignées différentes, cette fusion, qui rappelle la fusion des deux noyaux originels de l'albumen (p. 874), apparaît comme une rénovation de la cellule correspondante, de nature à accroître sa provision d'énergie et à la

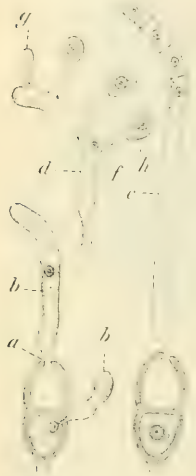


Fig. 1590.

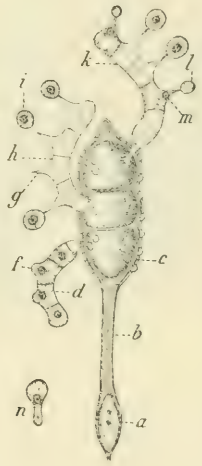


Fig. 1591.

Fig. 1592.

Fig. 1590. — Germination des probasides ou téleutospores de la Puccinie des Malvacées. — *a*, pore germinatif; *b*, début de la baside (atrophiée à droite); *c*, cloisonnement en quatre cellules; *d*, la baside cloisonnée, donnant *f*, stérigmates; *h*, spore détachée; *g*, jeune spore (gr. : 250) (Sappin-Trouffy).

Fig. 1591. — Probaside de Phragmide (*Phragmidium Rubi*). — *a*, cellule du pédicelle; *b*, partie cutinisée; *c*, les trois cellules de la probaside; *d*, *h*, *k*, basides quadricellulaires; *f*, début d'un stérigmate; *g*, stérigmate; *i*, spore tombée; *l*, spore jeune; *m*, noyau qui s'y élève; *n*, spore en germination (gr. : 350) (Sappin-Trouffy).

Fig. 1592. — Sores noirâtres de téleutospores de la Phragmide de la Ronce (*Phragmidium Rubi*), à la face inférieure de la feuille (grand. nat.).

rendre apte à parcourir les développements (multiplication répétée de noyaux, cloisonnements), qu'elle est appelée à effectuer dès le début de la germination, en vue de constituer les spores proprement dites, germes de thalles nouveaux.

Ces spores automnales ou spores de repos des Puccinies sont dites *téleutospores*, ou mieux *probasides*, en raison de ce qu'elles se différencient chacune pendant la germination en une baside, cloisonnée transversalement. Leur membrane externe, brune, à couche périphérique fortement cutinisée et

surtout très épaisse vers le haut, est creusée de deux pores germinatifs (fig. 1590), l'un au sommet de la cellule terminale, l'autre un peu au-dessous de la cloison séparatrice ; le protoplasme renferme des réserves (huile,...). Les probasides passent l'hiver sur le sol à l'état de vie latente.

c) Germination des probasides en basides. — Au printemps, les téleutospores ou probasides germent de la manière suivante (fig. 1590).

Par l'un des pores germinatifs, l'endospore s'allonge en un tube grêle (*b*), dans lequel s'engage le noyau ; par deux bipartitions successives, ce dernier se divise en quatre autres superposés, entre lesquels se forment des cloisons ; ce qui donne un filament quadricellulaire (*c*). Puis chacune des quatre cellules développe latéralement un tube ou stérigmate (*f*), à l'extrémité duquel s'organise une spore très petite, dite *sporidie* (*h*), origine d'un thalle ou mycélium nouveau.

d) Analogie des Urédinées et des Basidiomycètes. — Si l'on se reporte maintenant aux Basidiomycètes à basides cloisonnées, on voit qu'en réalité le filament quadricellulaire, nommé parfois *promycèle*, ne représente pas autre chose qu'une *baside* cloisonnée transversalement, comme celle des Auriculaires, et dès lors les sporidies sont des *basidiospores*. Il est donc logique de donner le nom de *probaside* à chacune des deux cellules mères de la téleutospore.

En résumé, la probaside ou téleutospore germe directement en une baside quadricellulaire, qui produit latéralement quatre basidiospores (sporidies) ou spores proprement dites.

Les deux ordres des Urédinées et des Basidiomycètes se trouvent ainsi, on le voit, étroitement unis : la différence est que, chez les Urédinées, les basides naissent toujours des spores spéciales de repos, qui apparaissent à la fin de l'été, au déclin de la végétation du parasite, tandis que, chez les Basidiomycètes, elles naissent de l'évolution directe de certaines cellules binucléées du thalle même.

Diverses formes de probasides. — Les téleutospores ou probasides ne sont pas toujours associées par deux, comme chez les Puccinies.

Dans l'Uromyce (U. du Pois,...), par exemple, elles restent simples, c'est-à-dire unicellulaires ; dans le genre Triphragme (fig. 1597), elles se groupent par trois en triangle ; il s'en forme un plus grand nombre encore, disposées en file, et toujours nées du cloisonnement de la probaside première, dans la Phragmide (Ph. de la Ronce,...) (fig. 1591) ; etc.

Ces dispositions spéciales servent à caractériser les genres d'Urédinées.

2° *Sur la Berbéride : écidiospores, etc.* — Les basidiospores ou sporidies ne germent que sur les feuilles de la Berbéride. Si le vent les y transporte, elles se développent en un tube court, qui pénètre directement dans les espaces intercellulaires du parenchyme et s'y ramifie en un thalle cloisonné adulte. Les deux faces de la feuille envahie deviennent alors le siège de fructifications spéciales, savoir : des *écidioles*, à la face supérieure, et des *écides*, à la face inférieure (fig. 1593).

a) Ecidioles. — A la face supérieure de la feuille, les fila-

Fig. 1593.

Fig. 1594.

Fig. 1593. — Feuille de Berbéride (face inf.), montrant un groupe d'écides de la Puccinie du Blé (grand. nat.).

Fig. 1594. — Coupe transversale d'un écide d'Uromyce (*Uromyces Erythronii*). — *a*, suçoir dans une cellule hospitalière ; *b*, cellule hospitalière avec son noyau ; *c*, pseudoparenchyme du thalle ; *d*, épiderme de la feuille ; *f*, chaînettes de conidies et de cellules intercalaires stériles ; *g*, couche périphérique protectrice de l'écide (gr. : 100) (Sappin-Trouffy).

ments du parasite s'accumulent localement et se différencient en petites bouteilles, dont le col est tapissé de poils stériles, ou paraphyses, qui font saillie au dehors de l'orifice, tandis que les cellules du fond produisent des chapelets de conidies extrêmement ténues (fig. 1596, *f*), qui peuvent propager la maladie sur la Berbéride. Ces conceptacles sont les *écidioles* ; leurs conidies, *uninucléées*, sont dites *écidiolispores*.

b) Ecides. — A la face inférieure se constituent de même, aux dépens des cellules terminales de filaments agglomérés çà et là en nodules, des chapelets de spores conidiennes plus grosses (fig. 1594, *f*), colorées en rouge, et d'abord polyédriques

tant elles sont serrées les unes contre les autres, puis ovoïdes. Chaque amas de spores, entouré d'une couche de filaments stériles qui forment paroi (*g*), porte le nom d'*écide*, du nom donné anciennement au parasite, considéré comme distinct de celui du Blé, et les spores incluses, toujours *binucléées*, celui d'*écidiospores*.

En s'accroissant, l'écide finit par déchirer l'épiderme, puis s'ouvre en manière de coupe ; après quoi, les spores les plus extérieures, maintenant mûres et isolées

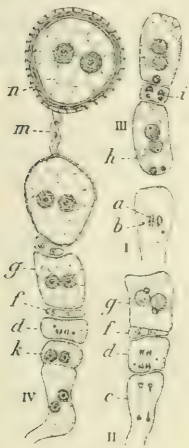


Fig. 1595.

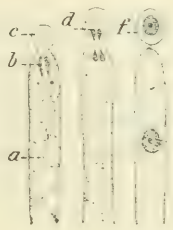


Fig. 1596.

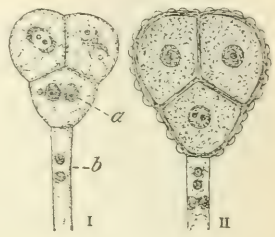


Fig. 1597.

Fig. 1595. — Formation des écidiospores de l'Uromyce (*Uromyces Erythronii*). — I, cellule mère du filament sporifère ; *a*, les deux noyaux, à deux chromosomes, en division ; *b*, nucléoles. — II, *c*, même stade, après détachement des cellules *d-g* ; *d*, cellule mère d'une spore en voie de division et qui donnera *g*, spore à deux noyaux et, *f*, cellule stérile ou intercalaire. — III, deux spores (*h*), maintenant ovoïdes avec leurs deux noyaux et le protoplasme réticulé, *i*, cellule stérile. — IV, file de trois spores (*n*, *g*) et de trois cellules stériles (*m*, *f*) ; la spore *n* se détache, en entraînant *m* ; *d*, cellule mère d'une spore et d'une cellule stérile ; *k*, cellule mère récemment détachée du filament (gr. : 750) (Sappin-Trouffy).

Fig. 1596. — *a*, filaments mycéliens d'une spermogonie d'Uromyce (*Uromyces Erythronii*), détachant des conidies très petites, dites *écidiolispores* ou *spermaties* (*f*), à leur extrémité ; *c*, ébauche de la spermatie ; *b*, le noyau à deux chromosomes en division ; *d*, les deux chromosomes de la spermatie, fusionnés en (*f*) (gr. : 800) (Sappin-Trouffy).

Fig. 1597. — Probaside ou téleutospore tricellulaire de Triphragme (*Triphragmium Ulmariæ*). — I, jeune ; *b*, pédicelle binucléé ; *a*, cellules binucléées de la probaside, nées de la division de la cellule terminale du filament. — II, mûre, avec son exospore verruqueuse, et ses couples de noyaux fusionnés (gr. : 500) (Sappin-Trouffy).

les unes des autres, se disséminent, tandis qu'à la base des chapelets s'en constituent d'autres, par cloisonnement transversal de la partie terminale des filaments.

Voici comment naissent ces écidiospores de la Berbéride. La cellule terminale binucléée du filament générateur (fig. 1595, I) détache, après division des noyaux, une première

cellule, dite *cellule mère de l'écidiospore* (II, *d*); celle-ci se divise une nouvelle fois en une cellule externe plus grande (*g*), qui deviendra la spore, et une cellule interne aplatie (*f*). De nouvelles cellules mères se constituant incessamment plus intérieurement et se comportant comme la précédente, il en résulte des chapelets de cellules (IV), alternativement grandes et petites : ces dernières se résorbent (*m*, *f*), isolant par là même les autres cellules, devenues spores (*n*).

Les écidiospores ne se développent que si elles tombent sur le Blé, où elles reproduisent la série des développements que l'on vient d'étudier.

Urédinées monoïques et dioïques. — Les espèces d'Urédinées, qui exigent, comme la Puccinie du gramen, deux hôtes différents pour parcourir le cycle entier de leur développement, sont dites *dioïques*, ou *diœciques*, ou *hétéroïques*; celles qui vivent sur le même hôte sont qualifiées de *monoïques*, ou *monœciques*, ou *autoïques*, ce qui est le cas de nombreuses autres espèces de Puccinies.

La Puccinie de l'Hélianthe annuel ou Soleil, par exemple, passe toute sa vie sur cette plante, et il en est de même de celle des Malvacées, de la Violette (fig. 1600). Certains genres, comme la Phragmide (Phragmide de la Ronce, du Rosier, du Fraisier) et le Triphragme, ne renferment même que des espèces autoïques.

Le genre Gymnosporange est au contraire entièrement diœcique. Ainsi, le Gymnosporange de la Sabine passe l'été sur le Poirier, où il produit ses œcides, et l'hiver sur le Genévrier Sabine (*Juniperus Sabina*), où il donne seulement des probasides (téleutospores); ces dernières sont bicellulaires, comme celles des Puccinies, et leurs pores germinatifs, au nombre de quatre, sont situés de part et d'autre de la cloison. Une autre espèce de Gymnosporange vit respectivement sur le Sorbier des Oiseaux (*Sorbus aucuparia*) et sur le Genévrier commun (*Juniperus communis*).

Dans le genre Uromyce, certaines espèces sont monoïques, comme l'Uromyce de la Fève (avec écides, urèdes et téleutospores), et d'autres, dioïques, comme l'Uromyce du Pois, qui passe le printemps sur l'Euphorbe petit-Cyprès (*Euphorbia Cyparissias*), en donnant des écides, et l'été sur le Pois, où elle forme successivement des urédospores et des téleutospores; ces dernières sont unicellulaires.

Le Mélampsore du Peuplier forme ses écides au printemps sur la Mercuriale pérenne (*Mercurialis perennis*) (fig. 1599), et ses urédospores et téleutospores en été sur le Peuplier blanc.

Multiplicité des spores des Urédinées. — On voit qu'à partir des *téleutospores* ou *probasides* de la Puccinie du gramen, c'est-à-dire des spores de repos, à noyau conjugué, il n'y a

pas moins de quatre autres générations successives de spores, savoir : les *sporidies*, à noyau simple, nées librement du promycèle ou baside, qui sont les spores proprement dites ou *basidiospores* ; puis les *écidiospores*, binucléées, et les *écidiolispores*, à noyau simple, de la Berbéride ; enfin les *urédospores*, à deux noyaux, nées sur le Blé ; soit, outre les basidiospores, trois formes de conidies.

Remarquons toutefois que, chez certaines espèces d'Urédinées monoïciques, les diverses formes de conidies peuvent manquer partiellement ou totalement. Ainsi, la Puccinie des Malvacées ne produit que les deux formes fondamentales de spores, probasides et basidiospores, d'ailleurs seules importantes à considérer dans la classification.

5. — Ustilaginées. — Le groupe des Ustilaginées comprend, comme celui des Urédinées, dont il se rapproche, des Champignons parasites : plusieurs aussi s'attaquent aux Céréales (p. 681). Ainsi, la Tillétie du Blé (*Tilletia caries*) engendre la maladie de la *carie* (Blé) ; l'Ustilage des moissons (*Ustilago Segetum*) provoque le *charbon* (Blé, Avoine,...) ; etc.

Spores. — Dans la *carie* du Blé (fig. 1601), tout le grain, envahi par le thalle, se trouve remplacé à la maturité par un amas de spores noires, recouvert par le péricarpe, seule partie subsistante ; ces spores sont constituées par de courtes ramifications latérales des filaments mycéliens.

Dans le *charbon*, c'est la fleur entière qui est détruite (fig. 1598) et remplacée pareillement par une poudre noire, chargée de spores. Celles-ci naissent par condensation locale du contenu des cellules des filaments mycéliens (fig. 1602), ce qui donne lieu à des chapelets de spores noires (*b*), mises en liberté par la destruction de la paroi des filaments.

Germination des spores. — Les spores ne se développent pas directement en thalle adulte ; elles produisent simplement, comme les téleutospores des Urédinées, un *promycèle*, cloisonné transversalement. Elles représentent donc des probasides, et par suite les promycèles, des basides.

Dans l'Ustilage (fig. 1603, *a*), la baside cloisonnée (*c*) détache latéralement un certain nombre de *sporidies* ovoïdes ou *basidiospores* (*b*), capables de se développer chacune en un thalle nouveau sur la plante hospitalière.

Dans la Tillétie (fig. 1603, *f*), les sporidies (*g*), très allon-

gées et pourvues chacune d'un seul noyau, naissent toutes au sommet de la baside ; elles s'unissent parfois deux par

Fig. 1598.

Fig. 1599.

Fig. 1600.

Fig. 1601.

Fig. 1602.

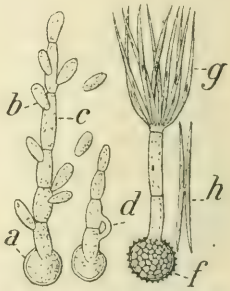


Fig. 1603.

Fig. 1598. — Panicule d'Avoine charbonnée, envahie par l'Ustilage des moissons (*Ustilago segetum*).

Fig. 1599. — Feuille de Mercuriale (*Mercurialis perennis*), portant à la face inférieure deux larges sores (*écides*) du Mélampsore du Peuplier (grand nat.).

Fig. 1600. — Feuille de Violette, portant à sa face inférieure des sores rouges (urédospores) d'une Puccinie.

Fig. 1601. — Tillétie du Blé (*Tilletia caries*) : grain de Blé carié.

Fig. 1602. — *a*, filaments de l'Ustilage des moissons (*Ustilago Segetum*), serrés en pseudoparenchyme dans le grain, et formant dans leur intérieur des chapelets de spores noires (*charbon*) ; *b*, l'un de ces filaments sporifères isolés.

Fig. 1603. — *a*, probaside d'Ustilage des moissons, en germination ; *c*, baside ; *b*, sporidies ; *d*, anastomose, produite au cours d'une germination dans l'eau ; *f*, probaside échinulée de Tillétie du Blé (*Tilletia Tritici*) ; *g*, groupe terminal de sporidies ; *h*, anastomose entre deux sporidies (gr. : 250) (Brefeld).

deux, grâce à une anastomose transverse (*h*), chaque couple offrant alors la forme d'un H.

L'Ustilage des anthères (*Ustilago antherarum*), parasite des anthères du Lychnis (Caryophyllée), où il provoque une remarquable hyperplasie, a été précédemment décrit (p. 697).

6. — Ascomycètes. — 1° Thalle. — Le *thalle* des Ascomycètes est ordinairement filamenteux et cloisonné (fig. 1161), parfois cependant dissocié (Levures).

Ces Champignons végètent, tantôt en saprophytes, sur les matières organiques en décomposition (Aspergille et Pénicille :

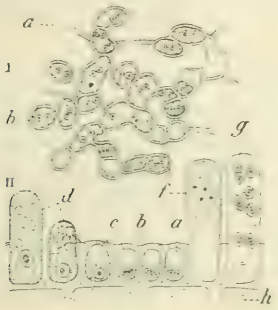


Fig. 1604.

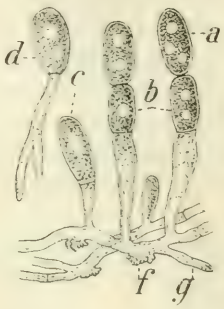


Fig. 1605.

Fig. 1604. — Exoasque du Pêcher (*Exoascus deformans*). — I, *a*, contour des cellules épidermiques de la feuille, vues de face ; *b*, thalle intracuticulaire du parasite, formé d'articles à 2-4 noyaux. — II, coupe transversale ; *b*, cuticule ; *c*, cellules du parasite à noyau en voie de division ; *a*, cellule à deux noyaux ; *d*, début de l'asque ; *f*, division du noyau en 8 ; *g*, asque mûr à 8 spores ; *h*, cavité des cellules épidermiques (Dangeard).

Fig. 1605. — Uncinule spiral ou Erysiphe de Tucker, cause de l'*oïdium*. — *g*, thalle superficiel ; *f*, suçoir intracépidermique, courtement ramifié ; *c*, tube dressé sporifère ; *b*, spores jeunes ; *a*, spore mûre (*conidies*) ; *d*, spore en voie de germination (Frank).

Moisissures vertes communes), tantôt en parasites, comme l'Exoasque du Prunier, dont le thalle serpente dans la cuticule des feuilles (p. 673 et fig. 1604). L'Erysiphe de Tucker du raisin cause l'*oïdium* (p. 672 et fig. 1605) ; l'Erysiphe commun attaque le Trèfle et le Mélilot ; le Claviceps pourpre des Graminées constitue, à la place même du grain, un sclérote très remarquable, qui n'est autre que l'*ergot* du Seigle (fig. 1621).

Le thalle de la Truffe est en partie saprophyte dans l'humus, et en partie parasite dans la racine du Chêne ou d'autres plantes hospitalières ; la Truffe elle-même représente un massif de pseudoparenchyme (fig. 1527), serré à la périphérie, plus lâche au centre (fig. 1528, *a*), et dans lequel sont disséminés

des asques ovoïdes, renfermant chacun quatre ascospores échinulées (fig. 1528, *b*).

2° **Spores et œufs.** — Les *spores typiques* des Champignons de cet ordre naissent toujours à l'*intérieur de cellules spéciales*, nommées *asques* (fig. 1608), sortes de sporanges, ordinairement groupés en grand nombre dans une fructification spéciale, nommée *périthèce* (Ascobole, fig. 1606, *a* et 1607).

Outre les ascospores, généralement au nombre de huit par asque, les Ascomycètes peuvent produire, selon les conditions de milieu dans lesquelles ils végètent, des *conidies* (fig. 1622, *a*), parfois même de plusieurs espèces.

Enfin, quelques Ascomycètes (Erysiphe,...) *produisent des œufs*, par hétérogamie sans anthérozoïdes (fig. 1612) : dans ce cas, les asques, au lieu de provenir directement du thalle adulte, comme dans les autres genres, naissent spécialement d'un court tronçon végétatif, issu de l'œuf. Ce tronçon est alors un *diodogone*, comparable à celui des Floridées (p. 1136) ; conséquemment, les asques représentent des *diodanges*, et les ascospores, des *diodes*.

Conformation du périthèce. — Considérons, par exemple, le périthèce d'une Pezize (fig. 1613), qui apparaît souvent sur le bois mort, sous forme d'une coupe rouge, jaunâtre ou blanche, ou celui d'un Ascobole (fig. 1606, *a*), en manière de disque jaune, qui se développe facilement sur le fumier de Cheval, ultérieurement aux Mucors.

Les filaments fertiles du pseudoparenchyme serré qui compose cette fructification (fig. 1607) se terminent à la surface supérieure de la coupe par autant d'asques allongés (*d*), renfermant huit spores, disposées, tantôt en une file unique (fig. 1608), tantôt en deux files de quatre, etc. ; ces asques ne sont séparés les uns des autres que par des filaments stériles, simplement protecteurs, dits *paraphyses* (*c*).

Asques et paraphyses constituent l'*hymène* ; l'hymène, avec le pseudoparenchyme sous-jacent (*a*), forme le *périthèce*.

Le périthèce n'est pas toujours aussi différencié. Ainsi, dans l'Exoasque du Prunier, les filaments parasites viennent isolément traverser l'épiderme de la feuille (fig. 1604. II, *d*) et se terminer chacun par un asque court unique, octosporé (*f*, *g*). Le *périthèce* est alors qualifié de *diffus*, contrairement au cas ordinaire, où il est associé ou *massif*.

La membrane des asques est fréquemment imprégnée d'*amyloïde*, principe directement bleuissable par l'iode ; cette

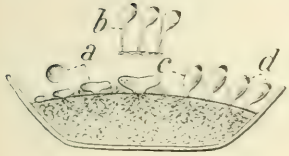


Fig. 1606.

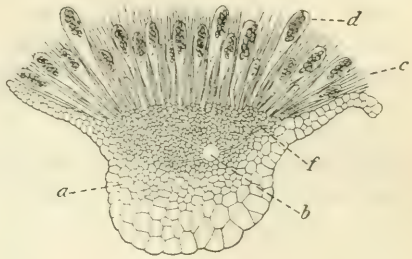


Fig. 1607.

Fig. 1606. — *a*, périthèces jaunes d'Ascobole (Ascomycète), face et profil (grand. nat.) ; *b*, filaments sporangifères de Pilobole (Mucorinée) ; *c*, ampoule aquifère du tube ; *d*, calotte noire du sporange (un peu grossi).

Fig. 1607. — Coupe du périthèce de l'Ascobole (*Ascobolus furfuraceus*). — *a*, pseudoparenchyme ; *b*, unique cellule ascogène et ses ramifications (*f*) ; *c*, paraphyses ; *d*, asques octosporés (gr. : 60) (Janczewski).

imprégnation est tantôt uniforme, tantôt localisée seulement au sommet de l'asque, où l'amyloïde forme un globule saillant (fig. 1518, *a*), rappelant au premier aspect un grain d'amidon.

Développement des spores. — Les ascospores naissent de la manière suivante à l'intérieur de l'asque.

Le noyau de la cellule mère de l'asque (fig. 1609, *d*), qui est un *noyau géminé*, formé de la réunion des deux noyaux qui restent libres dans les éléments végétatifs (fig. 1609, *b*), se divise en huit autres (parfois un multiple de huit), par trois bipartitions successives ; après quoi, le protoplasme actif se condense autour d'eux et s'entoure d'une membrane cellulosique, ce qui donne lieu à huit cellules, incluses dans la cellule mère et qui ne sont autres que les spores. On remarque parfois (Helvelle,...), au voisinage de ces dernières, des corpuscules de la nature des nucléoles (fig. 1609, *a*).

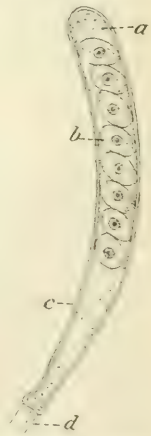


Fig. 1608. — Asque mûr de Pezize. — *a*, épiplasme ; *b*, spores ; *c*, membrane ; *d*, extrémité du filament ascogène (gr. : 350).

Les spores restent noyées dans une substance granuleuse, riche en glycogène et en principes pectiques, dite *épiplasme*.

qui n'est autre chose chose que la portion inerte, d'aspect mucilagineux du corps protoplasmique originel, et qui sert d'aliment aux spores en voie de maturation ; elle est peu à peu résorbée. A la maturité, les spores, ordinairement unicellulaires, s'échappent de l'asque par un orifice terminal ; elles sont parfois *cloisonnées transversalement* (Sphériées, fig. 1518, *c*), ou simplement *plurinucléées* (Helvelle, fig. 1609, *k*).

Principales familles d'Ascomycètes. — La subdivision de l'ordre des Ascomycètes est fondée sur la conformation du périthèce : cette dernière conduit à distinguer trois familles.

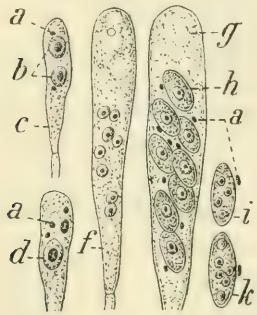


Fig. 1609.

Fig. 1610.

Fig. 1609. — Formation des ascospores de l'Helvelle (*Helvella Infula*). — *a*, (en haut), asque jeune ; *b*, les deux noyaux originels ; *a* (en bas), nucléoles ; *d*, noyau unique de l'asque, provenant de la fusion des deux précédents ; *f*, asque à 8 noyaux ; *g*, épiplasme ; *h*, spores achevées ; *a*, nucléoles, situés à proximité des spores ; *i*, *k*, spores mûres à quatre noyaux et deux gouttelettes terminales oléagineuses (gr. : 600) (Dittrich).

Fig. 1610. — Xylaire (*Xylaria hypoxylon*, Ascomycète, sur bois mort). Les conidies se produisent sur la partie terminale blanche du thalle compact ; les ascospores, sur le reste de la surface (grand. nat.).

1° Les *Discomycètes*, chez lesquels le *périthèce* est *étalé en coupe* et porte ses asques superficiellement, comme dans la Pezize et l'Ascobole, que l'on vient de décrire.

Les Levures, Champignons ordinairement dissociés, qui seront spécialement étudiés comme agents de la fermentation alcoolique, se rattachent à cette famille, bien que leur conformation soit beaucoup plus simple (voy. *Fermentations*).

2° Les *Périsporiacées*, à *périthèce fermé et indéhiscent*, qui se détruit à la maturité pour donner issue aux spores. A cette famille appartiennent l'Aspergille, le Pénicille (fig. 1611), le Stérigmatocyste (fig. 1523), l'Erysiphe (fig. 1616), la Truffe, etc.

3° Les *Pyrénomycètes*, à *périthèce déhiscent* à la maturité, comme le Claviceps pourpre (fig. 1626), parasite du Seigle, le genre Xylaire (fig. 1610), qui vit sur le bois mort, etc.

Lichens. — Rappelons que divers Champignons ascomycètes, au lieu de vivre isolément en saprophytes ou en parasites, s'associent à des Algues vertes pour constituer les *Lichens*, individualités doubles, dans lesquelles chacun des deux êtres associés tire avantage de l'association, mais où le Champignon seul fructifie (fig. 809, *a*) (v. *Symbiose*, p. 699).

La grande variété de formes des Ascomycètes nous oblige à décrire seulement ici quelques genres typiques.

1° Périsporiacées. — Pour la formation des conidies, étudions l'Aspergille et le Pénicille. Moisissures vertes très répandues ; pour le périthèce, l'Erysiphe commun.

Un caractère important de quelques genres de cette famille est que les ascospores ne naissent pas directement des filaments du thalle adulte, mais bien d'un tronçon organique spécial, lui-même issu d'un œuf. Ce développement indirect rappelle tout à fait celui des Floridées (p. 1135) et des Œdogoniées (p. 1130), ainsi du reste que celui des Péronosporées (p. 1159).

On ignore encore si le développement du périthèce est également précédé de la formation d'un œuf chez d'autres Ascomycètes.

1° *Appareil conidien.* — Les *conidies*, si abondantes chez ces Champignons, et d'ailleurs beaucoup plus faciles à observer que les périthèces, se produisent toujours *dans l'air*.

Dans le Pénicille (fig. 1611), Moisissure verte, comme l'Aspergille, très répandue sur les matières organiques en décomposition, des filaments dressés (*i*) se cloisonnent et se ramifient vers leur extrémité supérieure, en une petite grappe serrée, dont chaque rameau produit un chapelet terminal de conidies. Ces chapelets (*k*, *o*) étant rapprochés les uns des autres, l'ensemble revêt l'aspect d'un pinceau, d'où le nom du genre.

Dans l'Aspergille, qui se développe facilement sur le vieux cuir, sur des décoctions de fruits, sur le pain humide, etc., l'appareil conidien se constitue de même sur un filament de quelques millimètres, dressé verticalement dans l'air, mais sans cloisons transverses, et terminé en ampoule. Celle-ci se hérisse de papilles ovoïdes, qui découpent incessamment

des conidies à leur sommet, d'où résultent, comme précédemment, des chapelets conidiens rayonnants, l'ensemble figurant une petite tête.

Le genre Stérigmatocyste (S. noir), qui se développe sur la noix de galle humide, se distingue de l'Aspergille, parce que

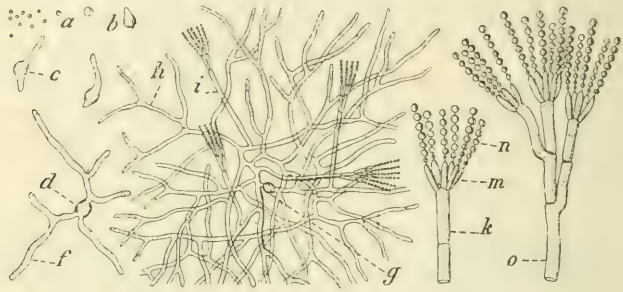


Fig. 1611. — Thalle et conidies du Pénicille (Ascomycète). — *a*, spores (conidies); *b*, *c*, en germination; *d*, exospore; *f*, thalle jeune (gross. : 250); *h*, thalle portant des appareils conidiens (*i*) (gross. : 100); *g*, exospore, restée en place; *k*, *o*, conidiophores, développés en chambre humide sur le porte-objet; *m*, stérigmates; *n*, chaînettes de conidies (gross. : 500) (Brefeld).

les papilles terminales sont elles-mêmes ramifiées au sommet en un groupe de papilles secondaires ou stérigmates (fig. 1523, *d*), qui, eux, produisent chacun un rang de conidies; l'ensemble constitue une petite tête noire arrondie.

Quelques autres genres, comme l'Erysiphe de Tucker (fig. 1605), qui attaque le raisin (*oïdium*), n'émettent que des chapelets de spores isolés (p. 672).

Culture. — Pour l'Aspergille glauque, les trois températures critiques, qui correspondent à la formation des conidies, sont : 7° (minimum), 27-29° (optimum) et 37-38° (maximum).

Dans l'eau ou dans une solution nutritive trop étendue, ou encore dans une atmosphère humide, les conidies ne se développent pas. Ainsi, sur du pain fortement imbibé d'eau et couvert d'une cloche, les filaments aériens dressés de l'Aspergille s'allongent un peu plus que dans les conditions normales, à cause de la forte absorption d'eau, puis se terminent par une tête, parfois couverte de petits rameaux cloisonnés, mais sans constituer de conidies.

Une solution de glucose à 2 p. 100 est très favorable au développement du thalle, mais empêche la sporulation; cette même solution, additionnée d'une solution de nitre, provoque au contraire leur apparition, le nitre, par son action exosmosante, modérant l'absorption de l'eau. Une solution de peptone à 1-4 p. 100 se comporte comme la solution de glucose.

La pleine lumière retarde le développement des conidies.

Ajoutons que les Champignons en général sont remarquables par leur résistance aux solutions organiques ou minérales très concentrées, dans lesquelles les Algues ne sauraient végéter. L'Aspergille, par exemple, forme encore des appareils conidiens dans une solution de sucre à 100 p. 100, dans la glycérine à 55 p. 100, dans la solution de nitrate de potassium ou de sodium à 20 p. 100. Avec 25 p. 100 de ces derniers sels, le thalle seul se développe.

2° *Périthèces.* — Le développement du périthèce, dans un Erysiphe, par exemple, comporte deux phases : 1° *la formation d'un œuf*; 2° le *développement de l'œuf en un diodogone* ou *tronçon ascogène*. Les périthèces (fig. 1616, I) ne se constituent pas en milieu liquide.

a) *Formation de l'œuf.* — Pour la formation de l'œuf (fig. 1612), un court rameau latéral d'un filament mycélien

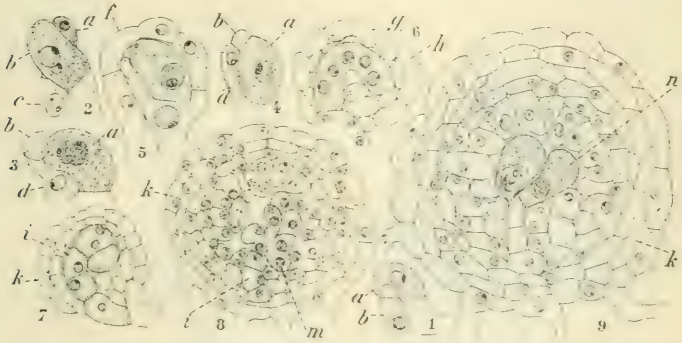


Fig. 1612. — Formation de l'œuf et développement du périthèce de l'Erysiphe (*Erysiphe communis*). — *1* (en bas), *a*, oogone ; *b*, branche anthéridienne ; *2*, *b*, branche anthéridienne à deux noyaux dont un sexuel ; *c*, filament du thalle avec l'oogone (*a*) ; *3*, *b*, anthéridie ; *d*, cellule stérile ; *a*, oogone avec le noyau mâle ; *4*, *a*, œuf ; *b*, anthéridie vide ; *5*, jeune ascogone avec les premiers filaments enveloppants (*f*) ; *6*, *g*, ascogone agrandi avec 5 noyaux ; *h*, paroi ; *7*, *i*, ascogone à 5 cellules ; *k*, double assise de paroi ; *8*, *m*, cellule ascogène avec branches ascogènes en voie de développement ; *i*, cellules stériles de l'ascogone ; *k*, paroi ; *9*, jeune périthèce, montrant deux asques (*n*), à noyau encore simple (Harper).

(*1*, *a*) sépare à son extrémité, après division du noyau, une cellule renflée, qui n'est autre que l'*oogone*. A côté, se constitue pareillement un second rameau ou *rameau anthéridien* (*b*), qui vient s'appliquer sur l'oogone ; son noyau, d'abord unique, se divise en deux autres (fig. 1618, *d*, *f*), dont l'un gagne le sommet du rameau et là se sépare de l'autre par une cloison, ce qui isole l'*anthéridie* (*d*). Après quoi, le noyau de ce dernier s'engage dans l'oogone par une ouverture survenue dans les

membranes adossées (fig. 1612, *a*), va se placer à côté du noyau femelle et bientôt se fusionne avec lui (*i*) ; les choses se passent de même pour les protoplasmes, car l'anthéridie (*b*) se vide.

L'*œuf* est de la sorte constitué ; on voit qu'il prend naissance par *hétérogamie sans anthérozoïdes*, un peu à la manière de celui des Péronosporées (p. 1155).

L'oogone et l'anthéridie, qui sont ici sensiblement rectilignes, peuvent, dans d'autres genres, s'enrouler étroitement en spirale l'un autour de l'autre (fig. 1523, *k*).

b) *Développement de l'œuf en diodogone.* — L'œuf une fois formé, des filaments, nés de la cellule basilaire ou *pied* de l'oogone, et cloisonnés transversalement, montent tout autour de l'œuf (fig. 1612, 5, *a*) et le recouvrent d'une assise de pseudopa-

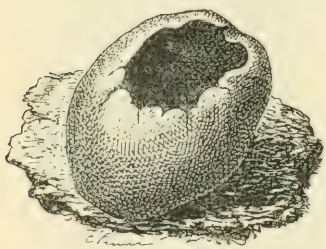


Fig. 1613.

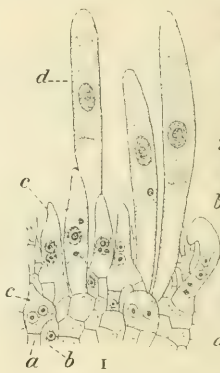


Fig. 1614.

Fig. 1615.

Fig. 1613. — Périthèce de Pezize (grand. nat.).

Fig. 1614. — Partie du périthèce ; états des asques jeunes. — *a*, *b*, *c*, comme fig. 1615 ; *c*, jeune asque avec ses deux noyaux et nucléoles encore distincts ; *d*, le même, avec noyau unique, qui se divisera en huit (Dangeard).

Fig. 1615. — Formation des asques de la Pezize (*Peziza vesiculosa*). — *1*, *a*, extrémité du filament mère à deux noyaux ; *2*, *b*, cellule terminale stérile détachée ; *3*, *c*, cellule mère définitive de l'asque, à 2 noyaux ; *4*, *c* s'allonge ; *5*, *6*, états suivants ; la cellule *b* se développe vers l'intérieur contre *a* (Dangeard).

renchyme, d'abord simple, puis double ou triple par ramification des filaments : c'est là l'ébauche du périthèce (fig. 1523, *m*).

Pendant ce temps, l'œuf s'allonge et s'incurve (*6*, *g*) ; son noyau se divise en quatre et jusqu'à huit autres, séparés au fur et à mesure par des cloisons transverses cellulosiques, ce qui donne un petit filament cellulaire (*7*, *i*). Or, c'est de l'avant-dernière cellule, ordinairement plurinucléée, de ce filament,

peut-être aussi d'une ou plusieurs cellules contiguës, que partent les branches ascogènes de l'Erysiphe (*s. m*) : d'où le nom d'*ascogone*, donné au filament. Il convient, d'après ce qui a été dit à propos des Floridées (p. 1136) et des Œdogoniées (p. 1130), d'appliquer à cette formation, issue de l'œuf, le nom de *diodogone*.

Les branches ascogènes se divisent chacune en deux ou trois cellules inégales, et ce sont quelques-unes de ces cellules, quatre ou huit en tout, jamais terminales, qui se développent définitivement en asques (*s. n*), tandis que les autres, préalablement vidées, sont bientôt écrasées par le grand accroissement des précédentes. C'est par le pied de l'oogone, qui subsiste encore pendant quelque temps, que les principes nutritifs arrivent aux jeunes asques, toujours étroitement enveloppés par la paroi pseudoparenchymateuse du périthèce. A la fin, il devient impossible de discerner les liens des asques avec leurs filaments générateurs.

Les deux noyaux, que renferme primitivement la cellule mère de l'asque (fig. 1614, *c*), ne tardent pas à s'avancer l'un vers l'autre (fig. 1615, *a*, *c*), non sans s'être agrandis ; puis ils se

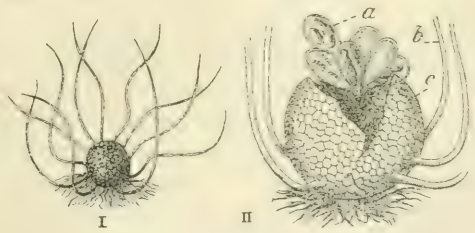


Fig. 1616 et 1617. — I, périthèce d'Erysiphe (*Erysiphe graminis*), entouré de longs filaments protecteurs. — II, le même, écrasé, montrant des asques (*a*), plus ou moins mûrs ; *c*, paroi ; *b*, filaments protecteurs (gr. : 130) (Frank).

fusionnent (*c*), comme les deux noyaux de lignée différente d'une probaside (p. 1174). Pas davantage ici, cette fusion ne doit être interprétée comme une fécondation, mais comme une simple rénovation cellulaire, liée aux divisions ultérieures très rapides que doit effectuer le noyau géminé, pour former, comme il a été dit précédemment (p. 1183), les noyaux des huit ascospores, qui, dans le cas présent, sont des *ascodiodes*.

A la maturité, les ascodiodes s'échappent des asques par une ouverture terminale, et elles se disséminent, grâce à une déchirure de la paroi du périthèce (fig. 1617).

Ascogone non ramifié. — Dans le genre Sphérothèce (Périsporiacée), parasite du Houblon, le périthèce se développe comme il vient d'être dit pour l'Erysiphe, à cette différence près que l'*ascogone ne se ramifie pas*, et que c'est directement l'une de ses cellules qui se différencie en un *asque unique*.

Fig. 1618. — Formation de l'œuf du Sphérothèce (*Sphærotheca Castagnei*, Ascomycète). — *1*, *a*, filament anthéridien ; *b*, cellule mère de l'anthéridie ; *c*, oogone. — *2*, *f*, cellule anthéridienne stérile ; *d*, anthéridie ; *3*, *g*, résorption de la paroi séparatrice des gamètes et fusion des deux noyaux ; *4*, *i*, œuf, entouré de la première assise de filaments du périthèce (Harper).

Ascogone à une seule cellule fertile. — Ajoutons que le périthèce del'Ascobole (Discomycète), précédemment décrit (p. 1182), ne diffère pas autrement de celui de l'Erysiphe qu'en ce qu'une seule cellule de l'ascogone, notablement plus grande que ses voisines (fig. 1607, *b*), se ramifie en filaments ascogènes. En outre, chaque cellule mère d'asque renferme originellement quatre noyaux, au lieu de deux, et ils se fusionnent pareillement en un seul, qui produit les huit noyaux de l'asque mûr.

Homologie des Ascomycètes et des Floridées. — On voit que, par la production d'œufs et par leur germination en tronçons sexués ou embryons diodogènes, et non directement en plantes adultes, les Ascomycètes rappellent les Floridées et les autres Algues à développement indirect (p. 1136), et par suite aussi les plantes archégoniées (Muscinées, etc., p. 1095).

Le lien entre les grandes subdivisions du Règne végétal se trouve par là même mis en lumière. Partout, exception faite de certaines Thallophytes (Spirogyre, p. 1109), le développement des œufs est indirect, et le corps total se trouve subdivisé en deux tronçons, l'un diodogène, l'autre sexué, de valeur relative, il est vrai, très inégale (p. 1096).

2° Pyrénomycètes. — Suivons ici, dans ses diverses phases, le développement du Clavicèpe pourpre (*Claviceps purpurea*), parasite de diverses Graminées (Flouve, Blé), mais particulièrement fréquent dans le Seigle.

Développement direct du périthèce. — L'anthéridie et l'oogone se constituent ici comme dans les genres précédents ; mais, en règle générale, ils se bornent à se placer au contact l'un de l'autre, sans qu'il survienne aucune perforation de membrane. Les protoplasmes ne peuvent donc pas se fusionner, non plus que les noyaux, d'ailleurs nombreux, des

gamètes ; conséquemment, *il ne se produit pas d'œufs*. Or, l'oogone ne se développe pas moins en ascogone fertile.

Ce cas de différenciation de gamètes, non suivi de fusion, et avec possibilité de développement indépendant, rappelle les cas d'*apogamie* des Mucors et des Spirogyres (p. 1153).

Il arrive même que la branche anthéridienne fasse défaut, ce qui n'empêche pas non plus la formation du périthèce. Ce mode simple et direct semble bien être le mode de reproduction originel, qui, par une différenciation de plus en plus profonde, a abouti à la sexualité des Erysiphes.

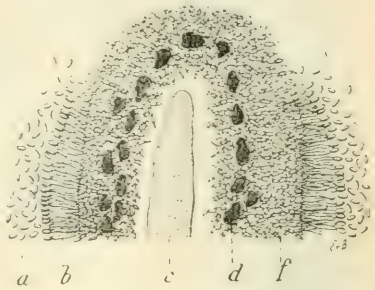


Fig. 1619. — Coupe transversale de l'ovaire du Seigle, vers la fin de sa résorption par le Clavicèpe. — *a*, conidies ; *b*, filaments conidifères ; *c*, rudiment de l'ovule ; *d*, restes du carpelle, non encore digérés par *f*, thalle du parasite (gr. : 300) (Tulasne).

1° *Thalle et sclérotes*. — Le thalle du Clavicèpe pourpre a son lieu d'élection dans l'ovaire de la fleur du Seigle.

De bonne heure, ses filaments végétatifs recouvrent cet organe, encore abrité par les glumes des épillets, d'un étui blanchâtre de pseudoparenchyme (fig. 1620, *a* ; après quoi, ils pénètrent dans la paroi tendre de l'ovaire, ainsi que dans l'ovule inclus, et finissent par se substituer entièrement à eux (fig. 1619, *f*). A ce moment, le parasite est représenté par un amas blanchâtre et mou de pseudoparenchyme, sillonné longitudinalement, et nommé parfois *sphacélie*, en raison de son aspect d'organe gangrené ; elle est coiffée de la partie supérieure non résorbée de l'ovaire (fig. 1620, *b*), ainsi que des deux styles plumeux qui lui font suite.

Sur toute la surface de la sphacélie, les filaments du thalle se terminent par de longues cellules radiales, étroitement placées côte à côte, en manière d'hymène (fig. 1619, *b* et fig. 1622, *a*). Pendant plusieurs semaines, au commencement de l'été, ces cellules détachent, par un cloisonnement transversal sans cesse répété, un nombre considérable de *conidies* ovales, de 5 à 7 millièmes de millimètre de longueur, qui sont généralement noyées le matin dans un suc mucilagineux, transsudé du thalle à la faveur de la température plus basse de la nuit. Entraînées par la pluie ou les Insectes sur des plants de Seigle intacts,

ces conidies germent en produisant quelques *conidies secondaires*, lesquelles, propagées par le vent, se développent sur les glumes en une nouvelle sphacélie.

Peu à peu la sphacélie se durcit dans sa région basilaire (fig. 1620), et sa couche périphérique acquiert une teinte noire violacée, indice de sa transformation en *sclérote* ou *ergot*

Fig. 1620.

Fig. 1621.

Fig. 1620. — *a* (en noir), ergot jeune ; *a* (en blanc), reste caduc de la sphacélie ; *b*, sommet velu de l'ovaire et stigmates.

Fig. 1621. — Base d'un épi de Seigle, portant deux ergots : celui de droite est encore coiffé de la partie caduque blanchâtre du pseudoparenchyme (voy. page 1192) (grand. nat.).

(fig. 1621 et 1622, *c*) ; il ne reste plus alors à sa surface que les débris caducs de l'assise conidifère. La portion supérieure de la sphacélie, qui ne s'indure pas, subsiste pendant quelque temps au sommet de l'ergot naissant, et même de l'ergot presque mûr, sous forme d'un cordon grisâtre (fig. 1621), lui-même coiffé de l'extrémité desséchée de l'ovaire.

2° *Structure de l'ergot mûr.* — Au bout d'environ deux mois, l'ergot, qui ne représente qu'un simple amas compact de pseudoparenchyme à l'état de vie latente, arrive à maturité. Droit ou incurvé, long de deux et jusqu'à trois centimètres, il fait désormais fortement saillie hors des épillets du Seigle (fig. 1624), ce qui permet de le reconnaître à distance, au premier examen de la plante.

Dans l'eau, sa couche noirâtre périphérique, qui est pro-

tectrice (fig. 1622, *b*, *c*), abandonne un pigment rouge violacé ; la portion intérieure (*d*), grisâtre et de texture moins

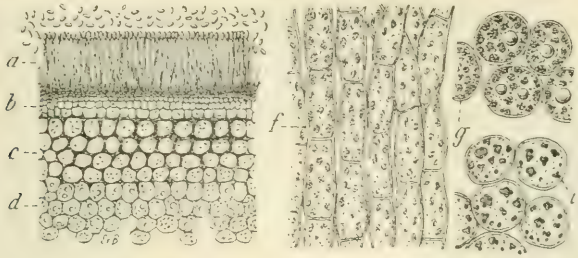


Fig. 1622. Fig. 1623.

Fig. 1622. — Coupe transversale de la couche périphérique d'un ergot jeune. — *a*, filaments produisant les conidies superficielles ; *b*, pseudoparenchyme à petites cellules ; *c*, *id.*, à cellules plus larges et à membranes noirâtres (couche protectrice) ; *d*, pseudoparenchyme intérieur (gr. : 400).

Fig. 1623. — *f*, coupe longitudinale de l'ergot, montrant les filaments du pseudoparenchyme (gr. : 1100). — *g*, coupe transversale montrant les leucites et les gouttelettes grasses ; *i*, grains simples ou composés d'amyloïde, nés pendant la germination du sclérote.

serrée, montre çà et là entre ses filaments élémentaires des méats peu développés (fig. 1623, *f*).

Contenu de l'ergot. — Les cellules intérieures de l'ergot, allongées suivant l'axe du sclérote (fig. 1623, *f*), renferment un contenu granuleux abondant (*g*), riche en albuminoïdes de réserve et parsemé de leucites ; on remarque en outre une ou deux gouttelettes oléagineuses par cellule. Comme principes non figurés, l'ergot contient du tréhalose, principe sucré (p. 123) ; un alcaloïde cristallisable, l'*ergotinine*, qui en est le principe actif ; un composé ternaire, l'ergostérine, voisin de la cholestérine ; enfin des sels minéraux (phosphates,...).

L'ergotinine exerce une action puissante sur les nerfs vaso-moteurs : elle contracte les artérioles et par là même provoque un ralentissement dans la circulation sanguine. De là l'emploi médicinal de la poudre d'ergot comme *hémostatique*. Ingérée à la dose de quelques grammes, la poudre d'ergot donne lieu à des accès convulsifs, compliqués fréquemment de gangrène ou sphacèle des membres. Aussi rejette-t-on avec soin les ergots qui peuvent se trouver mêlés aux récoltes, ce qui supprime du même coup les épidémies d'*ergotisme*. Ces dernières n'étaient jadis si meurtrières que parce que ces sclérotes, considérés alors comme de simples grains de Seigle avariés, passaient avec le grain pur dans la farine et par suite dans le pain.

Les ergots sont particulièrement nombreux pendant les années humides, surtout dans les terres pauvres (Orléanais, Espagne, Russie).

3° *Germination de l'ergot.* — Détaché de l'épi en automne, l'ergot tombe sur le sol et y subsiste à l'état de vie latente jusqu'au printemps suivant.

En février ou mars, quand les conditions de température et d'humidité redeviennent favorables, il germe en consommant ses réserves albuminoïdes et hydrocarbonées; au bout d'environ douze jours, des granulations d'amyloïde (glycogène), solubles dans l'eau, bleuissables ou rougissables par l'iode, naissent de la trans-

Fig. 1624.

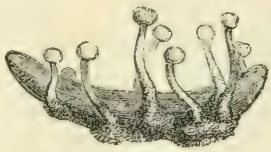


Fig. 1625.

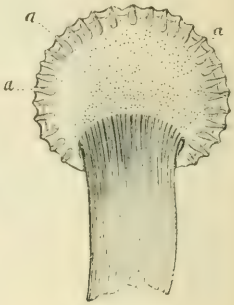


Fig. 1626.

Fig. 1627.

Fig. 1624. — Epi de Seigle, montrant plusieurs ergots mûrs, coiffés encore de la partie caduque de la sphacélie.

Fig. 1625. — Ergot, à la fin de la germination, portant un groupe de réceptacles fertiles, dans le renflement desquels sont différenciés des périthèces (grand. nat.).

Fig. 1626. — Coupe d'une fructification. — *a*, *a*, périthèces, garnis d'asques.

Fig. 1627. — Coupe d'une portion de fructification de Clavicèpe pourpre, montrant trois périthèces. — *a*, pseudoparenchyme; *b*, groupe d'asques filiformes; *c*, orifice du périthèce (gr. : 300).

formation des réserves et se déposent dans les leucites préexistants (fig. 1623, *i*), à la manière des grains d'amidon transitoires dans les graines en voie de germination (p. 975).

Après environ deux mois d'activité, le pseudoparenchyme, situé immédiatement au-dessous de la couche noire périphérique, multiplie localement ses cellules et donne lieu à des émergences, qui, en s'accroissant, déchirent la couche protectrice. Les mamelons libres ainsi constitués, d'abord blanchâtres et sessiles, plus tard de teinte purpurine, sont supportés à la maturité par un pied violacé : or, c'est dans ces petites têtes pédicellées que se produisent les *périthèces* (fig. 1625).

Les petits renflements qui les couvrent (fig. 1626), percés à leur sommet d'une étroite ouverture, correspondent en effet chacun à un conceptacle intérieur, en forme de bouteille, qui n'est autre qu'un périthèce. Les périthèces (fig. 1627) sont remplis d'asques allongés, renfermant chacun huit spores filiformes, qui s'en échappent par le sommet et se répandent ensuite au dehors par l'ouverture extérieure, propageant ainsi la maladie dans les cultures.

Des ergots de grande taille, mis en germination sur du sable humide, ont donné jusqu'à 33 chapeaux pédicellés, tous pourvus de périthèces fertiles.

CHAPITRE III

LES BACTÉRIACÉES

Définition. — Les Bactériacées, vulgairement nommées *microbes*, sont des organismes microscopiques, ordinairement incolores, par suite saprophytes ou parasites (p. 604), formés de cellules semblables, libres ou associées, et qui se reproduisent uniquement par le moyen de *spores endogènes*.

Quoique incolores, les Bactériacées se rattachent au groupe inférieur des Algues vert-bleuâtres ou Cyanophycées.

Leurs germes sont répandus à profusion dans toute la Nature. Aussi naissent-elles en nombre immense dans toutes les matières organiques naturelles, abandonnées à elles-mêmes, et ce sont ces organismes qui provoquent les décompositions de ces substances, notamment les putréfactions.

D'autre part, bon nombre de Bactériacées sont parasites de l'Homme et occasionnent des maladies contagieuses.

1° Morphologie externe. — Que le corps des Bactériacées soit associé ou dissocié, différence liée essentiellement aux conditions de milieu, les cellules qui le composent offrent, dans chaque cas, des formes assez distinctes et assez constantes pour permettre de caractériser les genres.

Des cellules *arrondies* (fig. 1628, *a*), de 1 à 2 μ de diamètre (μ = 0^{mm}, 001), caractérisent le genre *Micrococque* (M. de l'urine, fig. 1651) ; des cellules *ovoïdes* (*b*), un peu plus longues (2 à 3 μ), définissent le genre *Bactérie* (B. de la carie dentaire, fig. 1629) ; allongées en *baguettes rectilignes* et rigides (fig. 1628, *c*), de 3 à 5 μ, le genre *Bacille* (B. du charbon, fig. 1676) ; allongées en *filaments simples*, le *Leptotriche* (L. de la bouche, fig. 1650, *a*) ou le *Beggiate* (Beggiate blanc des eaux sulfureuses) ; en *filaments ramifiés*, le *Cladotriche* (Cl. des eaux stagnantes, fig. 1628, *h*) ; en *baguettes spiralées courtes*, le *Vibrion* (V. cholérique, fig. 1654, *d*) ; en *baguettes spiralées plus longues*, le *Spirille* (S. du foin,

fig. 1628, *f* et 1630, *b* ; enfin, en *spirales serrées*, le genre *Spirochète* (S. de la fièvre récurrente, fig. 1628, *g*).

Colonies bactériennes. — Les Bactériacées sont souvent associées en amas de consistance gélatineuse, par suite de la

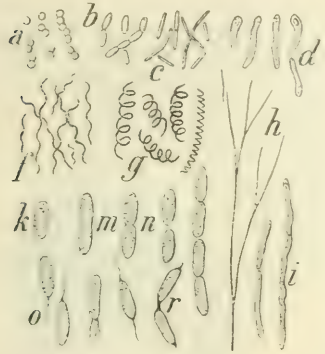


Fig. 1628.

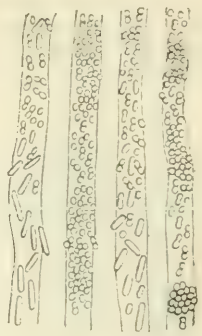


Fig. 1629.

Fig. 1628. — Principales formes de Bactériacées. — *a*, Micrococque ; *b*, Bactérie ; *c*, Bacille ; *d*, Vibrion (l'un renferme une spore) ; *f*, Spirille ; *g*, Spirochète (gr. : 1000). — *h*, Cladotriche ; *i*, Leptotriche de la bouche ; *k*, *m*, *n*, multiplication ; *o*, filament mucilagineux, qui naît lors de la dissociation (*r*).

Fig. 1629. — Canalicules de l'ivoire, envahis par la Bactérie de la carie dentaire (gr. : 1000).

production d'une gaine de mucilage tout autour de la membrane cellulaire proprement dite.

On nomme *ascocoque* une colonie gélatineuse de Micrococques, recouverte d'une couche continue de gelée, formant paroi (fig. 1630) ; *ascobactérie*, une semblable colonie de Bactéries ; etc. Le *voile*, plus ou moins ferme, qui couvre à la longue la surface libre des liquides tranquilles en putréfaction (bouillon, infusions végétales), ou le vin en voie d'acétification, etc., représente de même une colonie gélatineuse de Bactériacées (fig. 1631 et 1636).

2° Structure. — Les éléments cellulaires des Bactériacées se composent :

1° D'une *membrane* d'enveloppe nette, qui ne bleuit pas par le chlorure de zinc iodé et qui par suite ne renferme pas de cellulose proprement dite, caractère fréquent également chez les Champignons ; cette membrane est insoluble dans l'ammoniaque et dans l'acide acétique concentré ;

2° D'un *corps protoplasmique incolore*, et, comme à l'ordinaire, *réticulé*, mais sans leucites, et circonscrivant dans certains cas un corps central, relativement volumineux et nettement délimité, qui représente un *noyau* ; le protoplasme émet parfois des *cils vibratiles* (fig. 1635).

Coloration. — Des réactifs colorants (violet de Gentiane, bleu de méthylène, fuchsine, hématoxyline, eau iodo-iodurée) sont indispensables pour mettre en évidence cette structure délicate. A cet effet, on laisse d'abord dessécher une goutte du liquide, ou une parcelle de la substance

Fig. 1630.

Fig. 1631.

Fig. 1630. — Ascocoque de Billroth, colonie mucilagineuse de Micrococques, subdivisée en colonies secondaires, dont une plus grande au centre (gr. : 300).

Fig. 1631. — Portion du voile du Bacille subtil du foin (*Bacillus subtilis*), où les Bacilles forment des filaments parallèles (gr. : 1000).

qui contient les Bactéries, sur une lamelle de verre, puis on ajoute une goutte du colorant étendu. Au bout d'un quart d'heure, ou d'une demi-heure, on enlève le réactif au moyen de papier buvard, et l'on verse à la place un peu de glycérine ; puis on retourne la lamelle sur une lame porte-objet, en vue de l'observation microscopique.

Noyau ; pigment ; réserves. — *a*) Dans diverses espèces de Bactériacées (Bacille du charbon, Sulfobactéries), le corps central, réticulé comme le protoplasme ambiant, renferme des globules fortement colorables par certains réactifs, tels que l'hématoxyline, le bleu de méthylène ; ils correspondent probablement aux nucléoles ou aux granulations chromatiques des noyaux ordinaires.

Dans les Micrococques, une double coloration à l'éosine et au bleu de méthylène a permis de faire apparaître la mince

couche protoplasmique périphérique en rose, et le corps central en bleu. Lors de la multiplication cellulaire, ce dernier se divise préalablement en deux autres, ce qui conduit à le considérer véritablement comme un noyau.

b) Le corps protoplasmique, ordinairement incolore, est, par exception, uniformément imprégné de *chlorophylle* chez

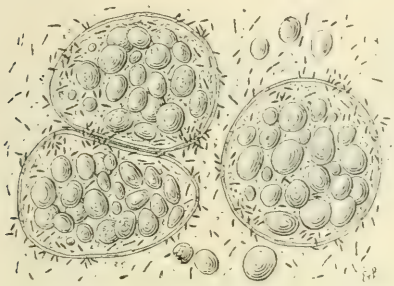


Fig. 1632.

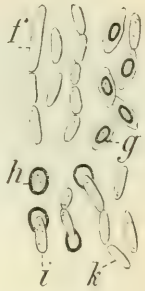


Fig. 1633.

Fig. 1632. — Parenchyme du tubercule de Pomme de terre, dissocié par le Bacille amylobacter. — Les grains d'amidon libres ne sont pas encore attaqués, non plus d'ailleurs que la portion cellulosique des membranes ; les Bacilles sont réunis çà et là en petits amas (gr. : 500).

Fig. 1633. — Bacille amylobacter. — *f*, divers états ; *g*, formation des spores ; *h*, spore isolée ; *i*, germination ; *k*, nouveaux Bacilles (gr. : 1800).

quelques espèces (Bactérie verte) ; chez d'autres, la chlorophylle est remplacée par un pigment rouge, la *bactériopurpurine* (Bactérie rouge ; diverses Sulfobactéries).

Qu'elles soient rouges ou vertes, ces Bactériacées, d'ailleurs rares, sont douées du pouvoir d'assimiler l'anhydride carbonique (p. 577), avec le concours des radiations lumineuses spéciales, qu'absorbent leurs pigments (p. 72).

c) Dans le Bacille amylobacter (fig. 1632), agent ordinaire de la putréfaction des tissus végétaux et plus spécialement de la dissociation de leurs membranes, ainsi que dans quelques autres espèces incolores, le protoplasme est plus ou moins entièrement imprégné d'*amyloïde*, principe amorphe directement bleuissable par l'iode (p. 116).

Cet amyloïde joue le rôle de *réserve nutritive* ; car il disparaît pendant la formation des spores (p. 1109). Il est surtout abondant, lorsque le Bacille végète dans une substance riche en amidon (graine de Haricot, tubercule de Pomme de terre) ; mais cette condition n'est pas indispensable.

3° **Motilité.** — Diverses Bactériacées, notamment les Bacilles et les Spirilles (fig. 1634), sont douées d'un mouvement de *contractilité générale* très actif (p. 724), à moins qu'elles n'arrivent à se constituer à l'état de colonies gélatineuses. Ainsi, le Bacille subtil (*Bacillus subtilis* ou Bacille des infusions de foin (fig. 1631) donne d'abord dans l'eau sta-

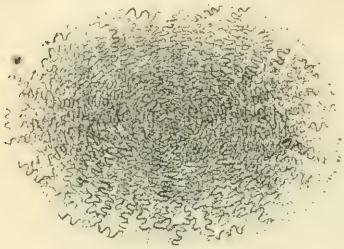


Fig. 1634.

Fig. 1635.

Fig. 1636.

Fig. 1637.

Fig. 1634. — Colonie de Spirilles (*Spirillum tenue*) (gr. 1000).

Fig. 1635. — Cils vibratiles des Bactériacées. — *a*, Spirille (*Spirillum undula*); *b*, chaînette de Bacilles (*Bacillus subtilis*) et Bacille isolé (gr. : 1500) (Pfister).

Fig. 1636. — Bactérie Terme (*Bacterium Termo*), en chaînettes immobiles, dans un voile superficiel.

Fig. 1637. — Même Bactérie, à l'état dissocié et mobile, et en voie de multiplication (gr. : 1000).

gnante des éléments dissociés, doués du mouvement oscillatoire : plus tard, il s'organise en filaments gélatineux sporifères et forme alors à la surface un voile plus ou moins épais, dans lequel il reste immobilisé.

Les Bactériacées (fig. 1637) peuvent même conserver pendant quelque temps leurs mouvements, lorsqu'elles sont colorées par le violet de méthyle, la fuchsine, etc.

Certaines espèces sont pourvues de *cils vibratiles* très délicats, qui tantôt se localisent en touffe aux extrémités du corps (fig. 1635, *a*) et tantôt le couvrent entièrement (*b*).

4° **Multiplication.** — La multiplication cellulaire des Bactériacées s'opère, comme à l'ordinaire, par *cloisonnement*.

A cet effet, la cellule s'allonge pendant quelque temps (fig. 1628, *k*, *m*), divise son noyau (Microcoque), et enfin produit transversalement une cloison. La place où cette dernière se constitue est souvent marquée par un étranglement (*n*), ce qui donne lieu aux formes en 8, particulièrement fréquentes chez les Microcoques et les Bactéries en voie de division (fig. 1667) : la cloison est alors très étroite.

Dans la généralité des cas, le *cloisonnement* s'opère *suivant une seule et même direction*. Il se constitue alors des *filaments simples*, si les cellules restent associées ; mais, d'ordinaire, elles se dissocient par gélification de la lame moyenne des cloisons. De là l'autre nom de *Schizophytes*, donné quelquefois aux Bactériacées. Lors de leur séparation, les cellules

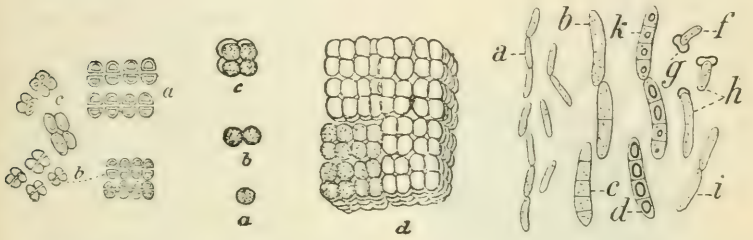


Fig. 1638. Fig. 1639. Fig. 1640.

Fig. 1638. — Thalle de Mériste (*Merismopædia glauca*). — *a*, cloisonnement longitudinal de deux filaments ; *b*, à gauche, colonies quadricellulaires ; à droite, colonie plus âgée, en petite lame ; *c*, formes jeunes à trois, quatre et cinq cellules (Warming).

Fig. 1639. — Sarcine de l'estomac (*Sarcina ventriculi*). — *a*, état originel, unicellulaire ; *b*, individu bicellulaire ; *c*, colonie de huit cellules ; *d*, individu adulte cubique (Zopf).

Fig. 1640. — Bacille Mégathérium. — *a*, Bacilles isolés ou associés (gr. : 250). — *b*, forme en voie de cloisonnement ; *c*, Bacille cloisonné ; *d*, le même avec quatre spores, à membrane épaisse ; *k*, début de la formation des spores ; *g*, exospore ; *f*, nouveau Bacille ; *h*, autres spores en germination ; *i*, Bacille subdivisé (de Bary).

peuvent entraîner temporairement avec elles un petit fouet mucilagineux (fig. 1628, *r*, *o*), qui rappelle un cil vibratile.

Parfois, le cloisonnement se fait *suivant deux directions*, ce qui donne lieu à une *lame* cellulaire (fig. 1638), ou même *suivant trois directions*, auquel cas le *thalle* devient *massif*. Ainsi, le genre Mériste (*Merismopædia*) revêt la forme d'une lame simple ; le genre Sarcine (*Sarcina ventriculi*) (fig. 1639), que l'on a rencontré dans l'estomac de l'Homme, mais qui végète aussi sur des tranches de Pomme de terre, etc., se présente en petits amas à peu près cubiques.

5° Reproduction. — Lorsque les conditions de la multiplication végétative deviennent défavorables, lorsque, par exemple, l'aliment vient à manquer, ou bien se concentre à l'excès, par suite de l'évaporation partielle du liquide, ou encore lorsque la culture se charge de toxines, les Bactéria-

cées pourvoient à leur conservation en produisant des *spores*.

On a vu précédemment (p. 1109) que la spore naît par simple condensation du corps protoplasmique de la cellule (fig. 1633 et 1640), en un mot par *rénovation*, suivie d'enveloppement par une double membrane (*exospore* et *endospore*) ; la spore est incolore. Chaque cellule du thalle peut produire ainsi une *spore endogène*, et il n'y a pas d'autre mode de reproduction.

En germant, la spore émet directement au travers de sa membrane cutinisée un nouvel individu (fig. 1640, *g*).

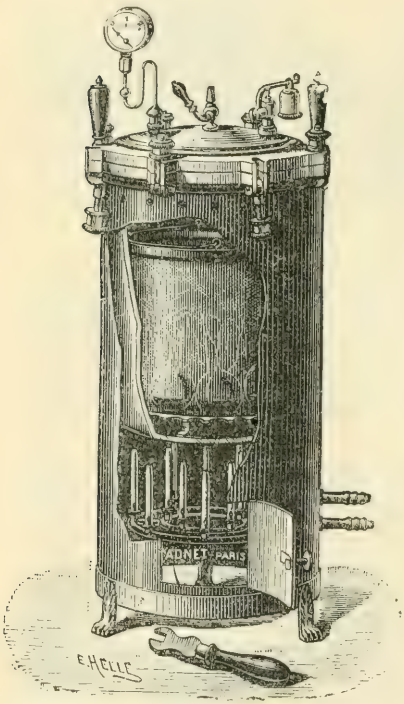


Fig. 1641. — Autoclave de Chamberland. Les objets à stériliser sont placés dans le panier en toile métallique de cuivre ; le fond de la chaudière, au-dessous du panier, contient de l'eau, chauffée par le gaz. En haut, soupape et manomètre.

Influence de la chaleur et du froid ; etc. — En ce qui concerne les *hautes températures*, les Bactériacées, à l'état de spores, sont capables de résister à des températures beaucoup plus élevées qu'à l'état de vie active.

Ainsi, une infusion ancienne de foin, qui renferme des spores du Bacille subtil, n'est pas stérilisée par l'ébullition, même prolongée pendant trois heures ; au contraire, une infusion récente, dans laquelle les Bacilles sont encore actifs, ne renferme plus aucun germe vivant, après un simple séjour de quelques minutes à l'étuve à 70 degrés.

Le Bacille du charbon (*Bacillus anthracis*) en voie de croissance, considéré par exemple dans le sang charbonneux du Mouton, est tué à 60° au bout d'environ 15 minutes ; au contraire, l'ébullition est nécessaire pour détruire ses spores.

Les Microcoques en voie de végétation sont d'ordinaire tués à la température de 50 à 60° au bout de quelques minutes ; les Bacilles, entre 60 et 100 degrés.

Quant aux *basses températures*, elles ne sont d'aucun effet : les Bactériacées actives sont en effet capables de résister aux froids les plus intenses que l'on sache produire.

Le Microcoque de la rage, par exemple, n'est pas tué à une tempéra-

ture de — 20° ; le Bacille du charbon végète encore, après avoir été soumis pendant vingt-quatre heures à un froid de — 70° et jusqu'à — 130°. A plus forte raison, les basses températures n'exercent-elles aucune action nuisible sur les spores. Cette résistance est tout à fait comparable à celle dont les graines nous ont précédemment donné des exemples (p. 957).

L'*optimum de température* pour la végétation des Bactériacées et pour la germination de leurs spores est d'ordinaire compris entre 35 et 38°. C'est donc à ces températures qu'il convient, par exemple, d'exposer à l'étuve les milieux de culture stérilisés dont on veut *vérifier la stérilité*. Aucune végétation ne doit s'y produire après quarante-huit heures, sinon la stérilisation aurait été incomplète ; ainsi, dans un bouillon, on verrait apparaître un trouble, indice d'une colonie bactérienne.

La *lumière* et l'*oxygène* exercent une action déprimante très nette sur le développement des Bactériacées (p. 1208, 1228, 1231). Aussi, la libre circulation de ces deux agents vivifiants, jointe à l'évacuation des matières organiques inertes, qui véhiculent les Bactériacées pathogènes, est-elle la condition fondamentale de l'Hygiène publique et privée.

Stérilisation. — Stériliser un milieu, c'est détruire par une chaleur suffisante tous les germes vivants qu'il peut renfermer.

Comme les spores de certaines espèces sont capables de résister, pendant un temps plus ou moins long, à des températures supérieures à 100 degrés, il convient, pour stériliser entièrement les bouillons ou autres milieux nutritifs, destinés à la culture des Bactériacées, de les chauffer au moins pendant une demi-heure à la température de 110 ou 115 degrés, dans un *autoclave* ou étuve à vapeur d'eau surchauffée (fig. 1641). Cette température est parfois portée en chirurgie jusqu'à 144 degrés, ce qui correspond à une pression de 4 atmosphères pour la vapeur intérieure ; à 120 degrés, cette même pression est seulement de deux atmosphères.

Dans des milieux traités de la sorte, aucune vie ne se manifeste plus ultérieurement, si l'on a soin de les conserver à l'abri des poussières de l'air ; seuls, les germes qui viennent à être déposés sur ces milieux s'y développent, ce qui permet précisément d'obtenir des cultures pures des espèces étudiées.

L'autoclave, qui reçoit les milieux de culture destinés à être stérilisés (fig. 1641 et 1642), est une sorte de marmite de Papin, dont le fond est couvert d'une couche d'eau, que chauffe directement la flamme du gaz. Le couvercle de l'appareil, solidement maintenu au moyen d'écrous, est pourvu d'une soupape de sûreté, ainsi que d'un manomètre, qui indique la pression et par suite la température intérieure.

Les flacons à bouillon, les tubes à gélatine, et plus généra-

lement tous les matériaux destinés à être stérilisés, sont disposés sur un fond mobile percé de trous, ou dans un panier de toile métallique, et placés immédiatement au-dessus de la couche d'eau. Avant de serrer les écrous à l'aide d'une clef, on chauffe jusqu'à ébullition de l'eau, c'est-à-dire jusqu'au

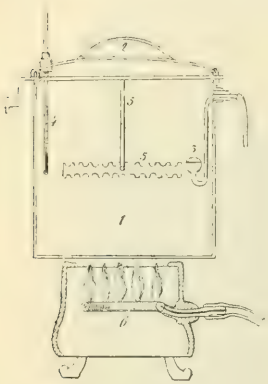


Fig. 1642.

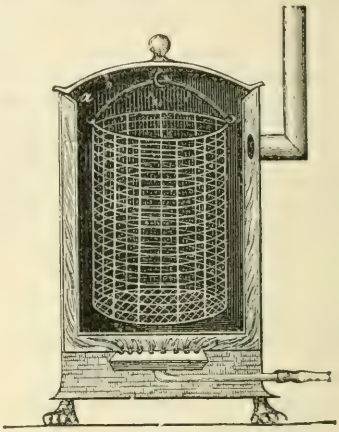


Fig. 1643.

Fig. 1642. — Coupe schématique d'une étuve pour le chauffage des cultures dans l'eau, à température déterminée. — *1*, intérieur de la marmite, renfermant l'eau ; *2*, couvercle ; *3*, réservoir à mercure du régulateur de la température (la partie extérieure n'est pas représentée) ; *4*, thermomètre ; *5*, appareil de suspension des tubes à cultures ; *6*, rampe à gaz (Chauveau).

Fig. 1643. — Fourneau à gaz, avec panier en fil de cuivre, pour stériliser la verrerie, à sec, à environ 200 degrés.

moment où la vapeur condensée s'échappe par le bord du couvercle. Une fois l'autoclave entièrement fermé, l'ébullition cesse et la température monte régulièrement.

Quand le degré nécessaire est obtenu, on le maintient constant au moyen d'un *régulateur* de la flamme du gaz, annexé à l'autoclave (fig. 1642, *3* et 1644).

Les objets de verrerie, les instruments, etc., sont stérilisés par un séjour d'une heure à l'*étuve sèche* (fig. 1643 et 1644), à une température qui varie de 160 à 200 degrés.

Stérilisation fractionnée. — Il peut arriver qu'un séjour d'une demi-heure ou de trois quarts d'heure à l'autoclave à 115 degrés soit insuffisant à détruire les spores de quelques espèces ; c'est le cas pour celles du Bacille subtil. On a alors recours à la *stérilisation fractionnée*, qui s'effectue à la température de 100° seulement.

A cet effet, pendant trois jours de suite, on porte chaque jour le milieu à stériliser à la température de 100° pendant quelques minutes,

et on l'abandonne ensuite, pendant les intervalles, à l'étuve à 35°. A cette dernière température, les spores vivantes, s'il en reste après chaque période de chauffe, germent rapidement, et les Bactéries actives qui prennent ainsi naissance sont nécessairement tuées pendant la stérilisation suivante.

C'est par voie fractionnée que l'on stérilise le sérum sanguin, milieu très riche en albumine, destiné à la culture de certaines Bactériacées ;

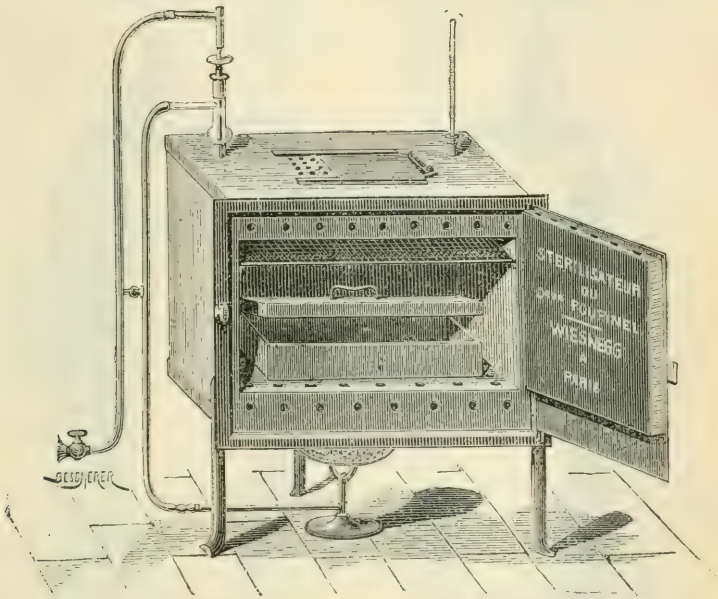


Fig. 1644. — Stérilisateur à chaleur sèche de Poupinel. En haut, à gauche, régulateur du gaz ; à droite, thermomètre.

mais on opère à la température de 60° seulement, parce que la coagulation de l'albumine, qui s'effectue vers 70°, gélatiniserait le liquide.

S'il y a lieu, on coagule ensuite le sérum, en le maintenant pendant quelques heures à 68-70°. On a soin de ne pas élever davantage la température, pour éviter la formation d'un précipité qui troublerait toute la masse et rendrait moins distinctes les colonies qui viendraient à s'y développer.

Stérilisation par filtration. — On peut encore éliminer les corpuscules vivants (Bactéries, œufs de Vers,...), ou les particules inertes, que renferme un liquide, en le filtrant au travers d'une plaque de porcelaine, dégourdie à 1200°, ou au travers de l'amiante stérilisée, etc.

Ce procédé rend grand service pour la purification des eaux qui doivent servir de boisson. Le filtre que l'on emploie à cet effet, lorsque l'eau qu'il s'agit de filtrer arrive sous pression, consiste (fig. 1645) en une *bougie* cylindrique creuse (*A*) de porcelaine dégourdie, ouverte seulement

en bas pour donner passage à l'eau clarifiée qui la traverse, et renfermée dans un manchon métallique. Ce dernier est encastré dans le robinet de distribution, qui déverse l'eau dans l'espace annulaire (*E*) et l'oblige à filtrer, goutte à goutte, au travers de la bougie, de dehors en dedans.

Une simple bougie cylindrique, ou encore celle arrondie de la figure 1647, dont la capacité est d'environ 100 centimètres cubes, ne peut filtrer en une

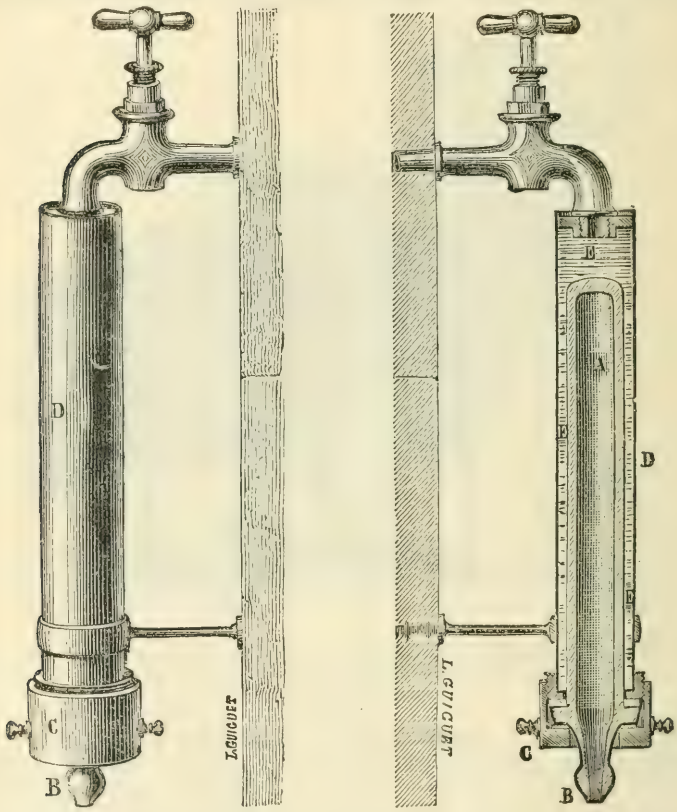


Fig. 1645 et 1646. — Filtre Chamberland ; à droite, en section. — D, manchon métallique ; C, monture ; B, orifice d'écoulement de la bougie ; A, bougie de porcelaine ; E, espace annulaire recevant l'eau sous pression.

journée qu'une petite quantité d'eau, surtout lorsque cette dernière y arrive sans pression. Pour obtenir un débit plus considérable, on a alors recours à une *batterie* (fig. 1648), dans laquelle une série de bougies filtrantes cylindriques sont disposées côte à côte sous une enveloppe métallique commune, qui reçoit l'eau à stériliser.

La filtration peut tout naturellement aussi se faire de dedans en dehors, comme dans le dispositif de la fig. 1649.

On comprend que, pendant les premiers jours de la filtration, les

Bactéries les plus petites puissent passer au travers des pores de la porcelaine ordinaire, et même de ceux plus fins de la porcelaine d'amiante ; mais peu à peu elles les obstruent et donnent ainsi au filtre toute sa valeur. L'eau qui passe ensuite est absolument pure, au point de vue physique.

De temps à autre, on nettoie le filtre à la brosse, avec de l'eau acidulée, surtout la surface sur laquelle s'amassent les impuretés, et l'on détruit par l'ébullition ou par la calcination les germes qui l'imprègnent ; car ces derniers ne sont pas sans communiquer leurs produits de sécrétions (toxines....) a l'eau filtrée, ni sans putréfier à la longue les matières organiques inertes dans lesquelles ils se trouvent noyés.

Ce procédé de stérilisation est évidemment moins sûr que celui basé

Fig. 1647.

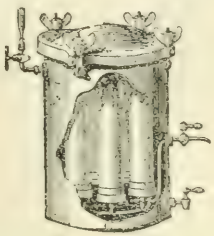


Fig. 1648.

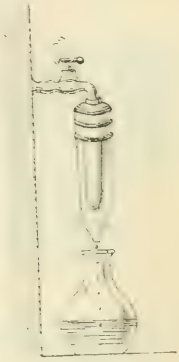


Fig. 1649.

Fig. 1647. — Filtre Garros, en forme de ballon, formé de porcelaine d'amiante ; il est entouré d'une enveloppe métallique, fixée au robinet de distribution. L'eau filtre de l'extérieur à l'intérieur du ballon d'amiante (capacité : 100 cent. cubes).

Fig. 1648. — Batterie de filtres Garros, en forme de bougies.

Fig. 1649. — Filtre Maillé, en kaolin. L'eau filtre dans la bougie creuse de dedans en dehors ; l'enveloppe est en verre.

sur l'emploi d'une température élevée ; aussi est-il prudent de toujours faire bouillir l'eau, avant de la soumettre à la filtration, toutes les fois qu'il y a lieu de craindre qu'elle renferme des germes de Bactériacées pathogènes, tels que des Bacilles de fièvre typhoïde.

Propriétés des Bactériacées. — Aucun groupe d'êtres vivants n'offre une aussi grande variété de propriétés physiologiques que les Bactériacées.

Sous ce rapport, on peut les diviser en cinq groupes principaux :

1° Les Bactériacées *chromogènes*, qui sécrètent des principes colorants ;

2° Les Bactériacées *ferments*, qui transforment rapidement certains principes alimentaires en produits déterminés ;

3° Les Bactériacées *pathogènes*, qui sécrètent des *toxines*, par l'intermédiaire desquelles elles engendrent des maladies et empoisonnent le corps qui les héberge ;

4° Les Bactériacées *photogènes*, qui engendrent de la lumière (viande phosphorescente) ;

5° Enfin les Bactériacées *thermogènes*, productrices de chaleur, comme celles qui prennent naissance dans le foin humide conservé en tas, ou dans le fumier, et qui élèvent la température de la masse jusqu'à 70 et même à 90 degrés ; en particulier, dans le foin où se produit cette fermentation, des actions oxydantes purement chimiques interviennent pour accélérer le dégagement de chaleur dû aux microorganismes, parfois jusqu'à provoquer l'inflammation.

Fig. 1650. — Bactériacées de la salive. — *a*, filaments de Leptotriche (*Leptothrix buccalis*) ; *b*, Spirilles ; *c*, amas de Microcoques ; *d*, cellules épithéliales détachées (gr. : 500).

Lorsque les Bactériacées sont parasites (B. pathogènes), leur *parasitisme* est d'*ordinaire facultatif* (p. 663), puisqu'on peut les cultiver, presque toutes du moins, en dehors de l'organisme aux dépens duquel elles vivent habituellement. Aussi le saprophytisme peut il être considéré comme le mode de vie fondamental et originel de ces êtres sans chlorophylle, ainsi du reste que des Champignons, et ce n'est que par adaptation ultérieure à des milieux vivants, qui leur ont offert un aliment plus complet ou un milieu plus favorable à l'exercice de leur activité, que certains d'entre eux sont devenus parasites.

Action de l'oxygène. — Les Bactériacées sont les unes *aérobies*, c'est-à-dire dans l'obligation de consommer l'oxygène libre pour leur développement (B. oxydantes,...) ; d'autres, au contraire, dites *anaérobies*, ne se développent bien qu'en l'absence d'oxygène libre (B. amylobacter, p. 1255). Entre ces deux manières d'être extrêmes prennent d'ailleurs place divers états intermédiaires.

L'*oxygène sous pression* déprime (p. 1228), puis tue les Bactéries actives, d'autant plus vite que la pression est plus élevée. A la pression de 5 atmosphères d'oxygène pur, vingt

heures suffisent d'ordinaire à les faire périr. Mais les spores de ces organismes peuvent résister pendant plusieurs mois à des pressions énormes, telles que vingt atmosphères d'oxygène pur, et davantage encore.

1° Bactériacées chromogènes. — Les principes colorants sécrétés par les nombreuses espèces de ce groupe physiologique se localisent, tantôt dans la membrane cellulosique et dans la couche gélatineuse limitante, et tantôt se répandent dans le liquide ambiant.

Une espèce des plus remarquable est le Microcoque miraculeux (*Micrococcus prodigiosus*), qui forme sur le pain humide, sur les hosties, etc., des colonies gélatineuses d'un rouge de sang. Le Bacille pyocyanique (*Bacillus pyocyaneus*) (fig. 1652), agent de la maladie du pus bleu, colore non seulement le pus, mais encore le bouillon dans lequel on le cultive à l'état pur, d'un pigment bleu, la *pyocyanine* ; une autre espèce de Bacille communique de même au lait, surtout en été, une teinte bleue ; etc.

La sécrétion de ces pigments est étroitement liée à la composition du milieu ambiant ; en sorte que la même espèce peut être obtenue colorée ou non (p. 1214).

2° Bactériacées ferments. — Les Bactériacées douées du pouvoir de transformer rapidement certains principes nutritifs en produits déterminés, en un mot les *ferments bactériens*, offrent un mode d'action très varié, selon les espèces.

On distingue, d'après le mécanisme de la transformation :

1° Les *Bactériacées oxydantes*, comme le Microcoque du vinaigre ou *ferment acétique* (fig. 1687), qui oxyde l'alcool et le convertit en acide acétique (p. 1263). Les Bactériacées nitrifiantes, qui transforment les composés ammoniacaux de la terre végétale en nitrites (Bactérie nitreuse ou *ferment nitreux*, fig. 1689), puis les nitrites en nitrates, aliment essentiel des plantes supérieures (Bactérie nitrique ou *ferment nitrique*, p. 1267), appartiennent au même groupe.

Citons encore les Bactéries ferrugineuses, qui oxydent les sels de protoxyde de fer des eaux dans lesquelles elles végètent, et les transforment en sels de sesquioxyde, lesquels, une fois exosmosés au travers de leur membrane gélatineuse, se décomposent et donnent lieu à un précipité de sesquioxyde de fer : de là la couleur de rouille des terres, situées sur le

parcours d'écoulement des eaux ferrugineuses, où pullulent ces Bactéries ; de là aussi l'accumulation continue d'oxyde de fer dans certains terrains marécageux bas.

2° Les *Bactériacées réductrices* sont moins nombreuses. On peut citer la Bactérie dénitrifiante, qui offre la propriété de désoxyder les nitrates, en dégageant de l'azote libre ou de l'oxyde azoteux, ce qui en fait un antagoniste des espèces nitrifiantes ; de même, le Bacille amylobacter (fig. 1632) attaque diverses matières ternaires (sucre, acide lactique, principes pectiques, cellulose), à l'abri de l'air, et donne lieu à un dégagement d'hydrogène et d'anhydride carbonique, ainsi qu'à de l'acide butyrique, qui reste dans la masse en fermentation ; d'où son autre nom de *ferment butyrique* (p. 1255).

Fig. 1651. — Microcoque de l'urine (ferment ammoniacal) ; les cellules, nées les unes des autres, sont associées en petits chapelets ou isolées (gr. : 1000) (Van Tieghem).

3° Les *Bactériacées hydratantes* ou *diastasigènes* sécrètent des diastases, grâce auxquelles elles hydratent certains composés organiques. Le Microcoque de l'urine, par exemple (fig. 1651), transforme l'urée et d'autres composés organiques azotés en carbonate d'ammonium (p. 1258) : c'est, comme l'on dit, un *ferment ammoniacal*.

4° Enfin, parmi les *Bactériacées dédoublantes*, on remarque la Bactérie lactique (fig. 1678), qui dédouble le lactose ou le glucose en acide lactique : c'est le *ferment lactique* (p. 1251).

Pluralité d'action. — Remarquons que deux ou plusieurs des propriétés précédentes peuvent appartenir à une même espèce.

Ainsi, le Bacille amylobacter agit comme ferment diastasigène, en tant que liquéfacteur de substances ternaires insolubles, et comme ferment réducteur, par les produits ultimes qu'il engendre en décomposant ces substances ; le Bacille pyocyanique est à la fois chromogène et pathogène, etc.

Influence du milieu sur les Bactériacées. — Les

variations de composition du milieu nourricier entraînent souvent des modifications morphologiques ou physiologiques assez profondes pour introduire de grandes difficultés dans la détermination des espèces bactériennes.

L'aptitude à l'*adaptation* est même si remarquable chez diverses espèces qu'elle permet de créer expérimentalement des *races nouvelles*, douées de fixité, c'est-à-dire capables de se perpétuer comme telles.

Considérons successivement les variations de *forme* et les variations de *propriétés*.

1° Variations de forme : polymorphisme. — Une espèce très plastique, à laquelle de très faibles changements de com-

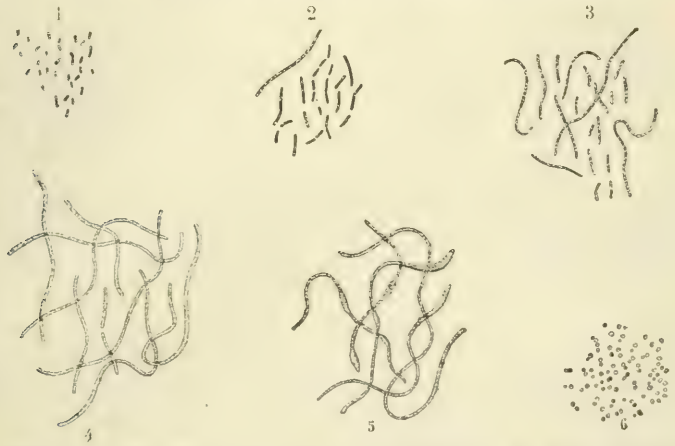


Fig. 1652. — Polymorphisme du Bacille pyocyanique (*Bacillus pyocyaneus*) (gr. 800). — *1*, forme normale, dans le bouillon ou sur agar-agar; *2*, culture âgée de 24 heures dans le bouillon additionné d'acide thymique, à raison de 0gr,50 p. 1000; *3*, dans du bouillon additionné d'alcool, à raison de 40 centimètres cubes par litre; *4*, dans du bouillon additionné de bichromate de potassium, à raison de 15 centigrammes pour 1000; *5*, *id.*, à 0gr,25 p. 1000; *6*, culture, vieille de quinze jours, dans le bouillon additionné de créosote, 1 gramme par litre (Guignard et Charrin).

position du liquide nourricier impriment des *déformations très apparentes*, est le Bacille du pus bleu (fig. 1652).

Cultivé dans le bouillon de Bœuf pur, le Bacille pyocyanique s'y multiple activement et produit un voile gélatineux superficiel, tout en colorant le liquide de son excrétion bleue spéciale : il offre alors sa forme typique de Bacille (fig. 1652, *1*). Mais déjà une trace de naphtol (0,2 p. 100), de thymol (0,5 p. 100), etc., suffit à provoquer l'allongement des Bacilles

(2) et leur groupement en filaments, qui s'enchevêtrent dans le voile ; ces filaments prennent un plus grand développement encore et s'épaississent notablement (4, 5) en présence du bichromate de potassium (0,1 p. 100).

Dans le bouillon additionné de doses croissantes d'acide borique (jusqu'à 8 p. 1000), ce sont successivement (fig. 1653) des formes spiralées, rappelant des Spirilles ou des Spirochètes, que l'on obtient : à la longue, ces dernières finissent par se dissocier et par reproduire le Bacille normal.

A voir ces diverses formes séparément, il semblerait qu'on ait affaire à autant d'espèces distinctes ; mais il suffit de reporter l'une quelconque d'entre elles dans le bouillon pur,

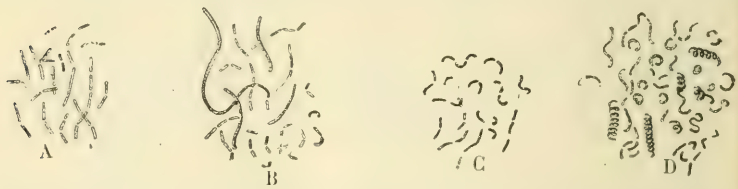


Fig. 1653. — *A*, Bacille pyocyanique, après deux jours de culture dans le bouillon additionné d'acide borique (5 p. 1000) ; *B*, dans le bouillon additionné de 6 p. 1000 d'acide borique ; *C*, culture du Bacille normal dans le bouillon additionné d'acide borique (7 p. 1000), après quatre jours ; *D*, au bout de huit jours, avec 7 ou 8 p. 1000 d'acide borique (Guignard et Charrin).

pour la voir reprendre la forme typique du Bacille. Toutes ensemble, ces formes ne représentent donc que de simples déviations d'une seule et même espèce, occasionnées par les changements de composition du milieu.

Non moins plastique et polymorphe est le Microcoque miraculeux, qui sécrète un pigment rouge de sang. Il se change, en effet, en Bacille filamenteux sous la seule influence d'une température constante de 37°, ou encore par addition d'acide tartrique au bouillon dans lequel il se développe.

Le Vibrion cholérique (Bacille virgule) se présente, selon les modifications du milieu de culture, en virgules ou en filaments courts (fig. 1654) ; d'ailleurs, les mêmes différences s'observent entre les Vibrions de provenance différente.

Obtention de formes asporogènes. — Les variations morphologiques ne se limitent pas à des déformations du thalle ; elles peuvent se compliquer de la *cessation de la formation des spores*. Ainsi, le Bacille du charbon, qui se présente toujours

dissocié et dépourvu de spores dans le sang vivant du Mouton (fig. 1673, *b*), devient longuement filamenteux dans le bouillon de Levure (fig. 1673, *a*); dans cet état, il forme très bien ses spores entre 35° et 38°, zone thermique optimale, mais cesse d'en produire à 42 degrés (p. 1236); le bichromate de potassium empêche aussi la sporulation.

On voit par ce qui précède qu'il est nécessaire de cultiver une Bactériacée donnée dans les milieux les plus divers, pour bien fixer le degré de son polymorphisme et éviter ainsi de considérer de simples formes comme des espèces distinctes.

Fixité des variations. — Il y a lieu de remarquer toutefois que, pour certaines espèces, les *variations morphologiques*, obtenues expérimentalement, sont susceptibles, à la longue, d'acquérir une *grande fixité*, ce qui complique plus encore le problème de la limitation de l'espèce bactérienne.

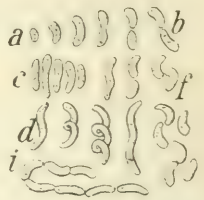


Fig. 1654. — Bacille virgule du choléra (*Bacillus komma*). — *a*, *c*, formes isolées; *b*, multiplication; *f*, forme arquée typique; *d*, formes longues, arquées ou spiralées; *i*, chaînettes de Bacilles.

Ainsi, la forme virgule du Vibrion cholérique, cultivée longtemps dans de l'eau peptonisée, à la température de 36°, donne lieu à la forme en baguettes ou en filaments courts (fig. 1654, *d*), et cette dernière se conserve ensuite sur différents milieux avec ses caractères bacillaires. Toutefois, on peut la ramener à la forme première normale, en la faisant passer par l'organisme du Cobaye, ce qui prouve bien que la transformation en race nouvelle n'était pas arrivée à l'état définitif de stabilité.

De même, à la température de 37°, les cultures répétées du Microcoque miraculeux aboutissent à la longue à la production d'un véritable Bacille, dont la forme se conserve ensuite pendant de nombreuses générations, comme si véritablement une nouvelle espèce s'était constituée.

2° Variations de propriétés. — Les changements qui surviennent dans les propriétés des Bactériacées, sous l'action des modifications de milieu, ne sont pas moins remarquables que les déviations morphologiques; leur connaissance offre cela de fondamental qu'elle conduit, comme l'on verra, à la vaccination contre les maladies infectieuses.

C'est ainsi que des espèces normalement chromogènes peuvent rester incolores dans de nouvelles conditions.

Le Bacille pyocyanique, par exemple, ne colore plus en bleu le bouillon de culture, lorsque ce dernier est additionné de 5 p. 100 de sel marin, proportion cependant insuffisante à tuer le Bacille ; l'excrétion colorée cesse de même en présence de 0,8 p. 100 de sublimé, la dose toxique de ce sel étant de 1,1 p. 100 ; de même encore en présence de 9 p. 100 d'acide phénique, la dose toxique étant de 14 p. 100. Le naphtol, le thymol, l'acide borique, d'autres antiseptiques à dose élevée, la privation d'oxygène, produisent le même effet.

En présence de l'albumine, la pyocyanine n'est pas élaborée ; elle se produit au contraire dans la gélatine et les peptones, et, en outre, ces deux substances se prêtent à la sécrétion d'une substance fluorescente verte.

Suppression et apparition de la virulence. — La transformation physiologique la plus remarquable, et aussi la plus importante en raison de ses applications à la pathologie, est la *suppression plus ou moins complète des propriétés virulentes.* Telle espèce, toxique dans les conditions normales de son développement, devient inoffensive dans un milieu nouveau, quitte à reprendre sa virulence dans le premier milieu.

Ainsi, à la température de 42°, le Bacille du charbon, déjà rendu filamenteux et asporogène par la chaleur, cesse de sécréter ses toxines ; le même résultat est obtenu par l'action de l'oxygène comprimé. Or, une culture ainsi affaiblie, *atténuée*, peut être impunément inoculée aux animaux ; bien plus, et c'est là le point fondamental, elle constitue pour eux un *vaccin*, capable de les préserver des atteintes de la forme virulente de cette même espèce (p. 1236).

Inversement, une Bactérie, ordinairement inoffensive, peut acquérir une certaine virulence par une culture déterminée, soit en milieu inerte, soit par son passage dans un organisme vivant ; il est même probable que les espèces toxiques qui causent les maladies contagieuses (choléra, rage, charbon,...) ne sont que d'anciennes Bactériacées saprophytes, auxquelles la vie parasitaire a conféré, par adaptation à leur nouveau milieu, mieux approprié, la faculté de sécréter des poisons.

Ainsi, le Bacille du *rouget* ou *mal rouge du Porc* (fig. 1655) gagne en virulence, lorsqu'il passe dans le Lapin ou le Pigeon ; car, si un premier Pigeon inoculé meurt de la maladie au bout

de six jours, un second, inoculé avec le sang du précédent, périt dans un laps de temps plus court, etc., jusqu'à une

Fig. 1655. — Coupe d'un ganglion lymphatique, montrant un vaisseau sanguin rempli de Bacilles du Rouget du Porc; on voit, en outre, plusieurs leucocytes dans la trame réticulée du ganglion.

durée minimum d'incubation, qui se maintient ensuite constante dans les passages ultérieurs.

Difficulté de caractériser les espèces. — Ainsi, chez les Bactériacées, contrairement à ce qui a lieu chez les plantes supérieures, il est impossible de faire reposer la notion de l'espèce exclusivement sur la forme du corps, puisque, d'une part, l'espèce est éminemment polymorphe, et, d'autre part, que deux espèces, notoirement très différentes par leur mode d'action habituel, peuvent être morphologiquement semblables à l'état normal.

On ne peut pas davantage invoquer seulement les propriétés physiologiques, puisqu'elles aussi sont sujettes à de grands changements.

C'est donc à l'ensemble des caractères morphologiques et physiologiques qu'il convient d'avoir recours pour éviter des confusions, et ces caractères, un long cycle d'études peut seul les faire connaître, tant en eux-mêmes que dans les conditions de milieu qui les provoquent. Toutefois, dans la diagnose, la prépondérance doit rester, comme il est de règle, aux caractères morphologiques.

Faute de cette connaissance complète des Bactériacées, on risque d'ériger de simples formes au rang d'espèces et de compliquer, par des synonymies multiples, une science par elle-même déjà difficile.

Place des Bactériacées dans la classification. — L'homogénéité de structure du corps, la simplicité du contenu cellulaire, la reproduction uniquement asexuée, l'état ordinairement dissocié, l'absence de chlorophylle, etc., tous ces caractères doivent faire ranger les Bactériacées au nombre des Thallophytes les plus simples. On les place d'ordinaire à la base de la classe des Algues avec les Nostocacées, Algues filamenteuses d'un vert bleuâtre (Oscillaires, p. 725, Nostoc, p. 1110), qui, elles, font incontestablement partie de cette classe.

L'ensemble des deux familles, Bactériacées et Nostocacées,

constitue l'ordre des Cyanophycées. Comparons les brièvement.

Chez les Bactériacées, les spores sont *endogènes* (fig. 1633). Chez les Nostocacées, au contraire, elles consistent en simples kystes ovoïdes, associés en chapelets (fig. 1656, *i*), et représentent de simples cellules végétatives, à membrane épaissie ; ces spores sont, en d'autres termes, *exogènes*. Mais c'est là une différence secondaire.

Dans l'une des deux familles, comme dans l'autre, le cloisonnement ne se fait, en règle générale, que dans une seule direction (fig. 1657), et les formes filamenteuses ou dissociées qui en

Fig. 1656.

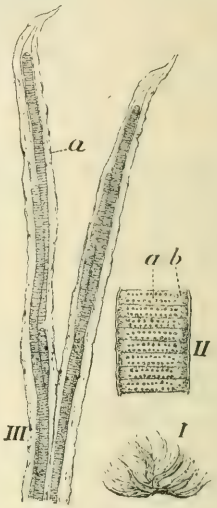


Fig. 1657.

Fig. 1656. — Leuconostoc (*Leuconostoc mesenteroides*, Cyanophycée). — *a*, spores, dont une en germination ; *b*, deux individus unicellulaires, entourés de mucilage ; *c*, *d*, multiplication cellulaire ; *f*, cellules normales du filament ; *g*, hétérocystes ; *i*, spores ; *m*, fragment d'une colonie gélatineuse (gr. : 450) (Van Tieghem).

Fig. 1657. — I, *Hydrocoleum comoides* (Algue cyanophycée, gr. nat.). — III, deux filaments (les cellules sont très aplaties) ; *a*, couche mucilagineuse extérieure. — II, portion de filament ; *a*, vésicule centrale claire ; *b*, couche protopl. périph., *sans leucites*, imprégnée du pigment vert bleuâtre (Gomont).

résultent sont toujours entourées de gelée chez les Nostocacées (fig. 1656), très fréquemment chez les Bactériacées.

Telles formes de Bactériacées normalement filamenteuses et pluricellulaires, comme les Beggiates des eaux sulfureuses (fig. 1685), rappellent tout à fait certaines Nostocacées (fig. 1657), comme les Rivulaires et les Oscillaires : les Beggiates offrent d'ailleurs, par exception, comme ces dernières, des spores exogènes et exécutent de même un mouvement d'oscillation (p. 725), ce qui en fait un genre de passage entre les deux familles. Pareillement, les filaments incolores de Leuconostoc (fig. 1656, *g*) rappellent des chaînettes de Micrococques.

Il est vrai que les Nostocacées sont généralement colorées par la chlorophylle et la phycocyanine (p. 69), tandis que les Bactériacées sont incolores; mais cette différence, liée à deux modes d'existence différents, la vie libre, d'une part, la vie saprophyte ou parasite, d'autre part, ne doit entrer que secondairement en ligne de compte, comme étant de l'ordre physiologique. Du reste, quelques espèces de Bactériacées peuvent végéter aussi à la manière des plantes ordinaires, grâce à la chlorophylle ou à la bactériopurpurine qui imprègne leur protoplasme, et pareillement quelques Nostocacées (Leuconostoc, fig. 1656) sont incolores.

Donc, en résumé : spores exogènes ou kystes et chlorophylle chez les Nostocacées, dites encore *Arthrosporées* ; spores endogènes et absence de chlorophylle chez les Bactériacées, dites encore *Endosporées*, voilà les deux caractères distinctifs les plus généraux, mais non absolus, des deux familles de l'ordre des Algues Cyanophycées.

Culture des Bactériacées. — *Cultiver* une Bactérie, c'est provoquer son développement dans un milieu stérilisé, de composition appropriée et strictement déterminée : avoir une *culture pure* de cette même Bactérie, c'est l'obtenir dans ce milieu, en l'absence de toute trace des tissus ou humeurs, dans lesquels elle a été puisée, et surtout indépendamment de tout mélange avec d'autres germes, qui jusqu'alors pouvaient coexister avec elle.

Les cultures pures forment la base des recherches bactériologiques nécessaires à la caractérisation des espèces ; en outre, elles seules, dans le cas plus particulièrement important des maladies contagieuses, permettent d'établir, par l'inoculation de semblables cultures à des organismes appropriés, le caractère pathogène des espèces étudiées, et par suite leur intervention nécessaire dans l'étiologie du mal.

La culture des Bactériacées comporte deux opérations principales :

1° La *préparation des milieux de culture* et leur *stérilisation ;*

2° L'*ensemencement* de ces milieux.

1° Milieux de culture. — Liquides ou gélatineux, les milieux de culture doivent nécessairement renfermer le carbone alimentaire sous la forme organique, puisque les Bac-

tériacées manquent de chlorophylle ; les autres corps simples de l'aliment peuvent être donnés sous la forme saline (p. 481).

Exception doit être faite pour les ferments nitreux et nitrique, qui sont capables de végéter dans un milieu exclusivement minéral (p. 1269).

Selon les espèces, on emploie, tantôt indifféremment des milieux de culture solides ou liquides, tantôt nécessairement l'un d'entre eux seulement. Ainsi, quelques espèces (Bacille du charbon,..) sécrètent de la trypsine, qui attaque et liquéfie la gélatine, ce qui exclut l'emploi de ce milieu ; les ferments nitreux et nitrique végètent mal dans des milieux riches en matières organiques et pas du tout sur la gélatine ; etc.

1° **Milieux liquides** — Les milieux liquides les plus ordinairement employés sont les *bouillons de viande* ou les *bouillons végétaux* (bouillon de Levure, de fruits, de navets,...) ; en outre, dans certains cas, le *sérum sanguin*. Ces milieux naturels renferment par eux-mêmes tous les éléments nécessaires au développement.

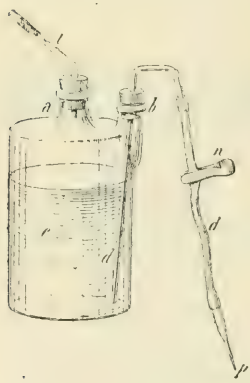


Fig. 1658. — Conserve de bouillon stérilisé. — *t*, tubulure ouverte, à étranglement, et avec tampon d'ouate ; *d*, *d*, siphon ; *n*, pince ; *p*, ajutage de verre fermé.

Pour préparer par exemple un *bouillon* de Bœuf, on divise la viande maigre en menus fragments et on la fait bouillir pendant quelques heures dans le double de son poids d'eau, en renouvelant le liquide à mesure qu'il s'évapore. Après refroidissement, on filtre, et on complète la puissance nutritive du bouillon, en y ajoutant, par litre, de 1 à 2 grammes de phosphate disodique, 10 grammes de chlorure de sodium, et, s'il y a lieu de l'avoir plus concentré, quelques grammes de peptone sèche. Enfin, on le neutralise au moyen de carbonate de sodium.

a) *Conserves à bouillon.* — Le bouillon ainsi obtenu, ayant été manipulé à l'air, renferme divers germes, qui y ont été amenés notamment avec les poussières ambiantes pendant la filtration. Pour le conserver intact en vue de cultures ultérieures, il est indispensable de le stériliser dans des récipients appropriés.

On l'introduit à cet effet dans des *conserves à bouillon* (fig. 1658), préalablement lavées avec soin et chauffées à l'étuve sèche (fig. 1644) à la température de 200 degrés. Les bouchons qui ferment les deux tubulures de ces conserves sont traversés, l'un, par un tube coudé, fermé seulement par un tampon d'ouate (*t*), qui interdit l'accès des poussières ambiantes ; l'autre, par un tube deux fois coudé à angle droit, qui pénètre jusque vers le fond de la conserve et se prolonge à l'autre extré-

mité par un tube en caoutchouc (*d'*), muni d'une pince, et terminé par un ajutage en verre effilé, à pointe fermée (*p*), l'ensemble formant siphon.

La conserve, une fois remplie aux trois quarts de bouillon et bien fermée, est stérilisée par un séjour à l'étuve humide ou autoclave (fig. 1641), à la température de 110-115 degrés, pendant une demi-heure. Après refroidissement, le bouillon, troublé par cette opération, laisse déposer un précipité ; il se conserve ensuite indéfiniment clair, ce qui prouve qu'il est exempt de germes vivants (p. 1203).

b) *Conserves à sérum.* — Pour la préparation du *sérum sanguin*, on fait usage d'une conserve semblable à la précédente, mais pourvue d'une troisième tubulure (fig. 1659, *s*), par laquelle passe un tube étiré en pointe fermée. Le flacon étant stérilisé, on puise directement le sang de l'animal, celui du Cheval par exemple, en introduisant cette pointe, préalablement brisée avec un instrument flambé, dans une artère ou une veine, et en ligaturant l'artère en aval de l'incision, la veine en amont. Après quoi, on referme le tube à la lampe et on abandonne la conserve à elle-même.

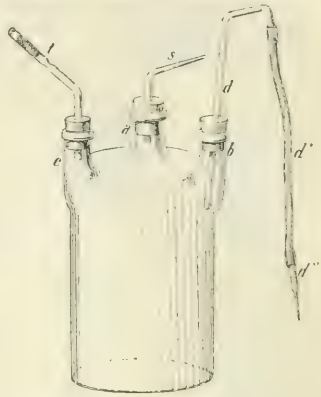


Fig. 1659. — Conserve à sérum sanguin. — *t*, tube ouvert, avec tampon d'ouate ; *s*, tube fermé, étiré en pointe fine, par lequel se fait la prise de sang ; *d*, siphon ; *d'*, caoutchouc ; *d''*, ajutage en verre fermé (Arloing).

La coagulation s'opère petit à petit : dans le sang du Cheval, les globules gagnent le fond, avant que le fibrinogène n'entre en coagulation, d'où il résulte que le caillot grisâtre, allégé des globules, vient se produire à la surface, tandis que le sérum limpide remplit le reste du récipient.

2° **Milieux solides.** — Les milieux de culture solides sont les uns à base de *gélatine*, principe albuminoïde, les autres à base de *gélose* ou *agar-agar*, principe ternaire mucilagineux, extrait de diverses Algues. Ces deux substances ne servent ici que de substratum aux aliments qu'on y incorpore.

La *gélatine nutritive* s'obtient en faisant dissoudre, dans le bouillon précédemment défini, environ 10 p. 100, de gélatine blanche de Paris. On filtre la dissolution encore chaude, pour l'obtenir tout à fait transparente.

La gélatine fond vers 25 degrés, ce qui interdit de l'employer pour les températures plus élevées, auxquelles pourtant il est souvent nécessaire de soumettre les cultures, l'optimum thermique pour la germination des spores et pour la croissance des Bactéries étant d'environ 35 degrés. On lui substitue alors la *gélose nutritive* (20 grammes par litre de bouillon), qui ne fond que vers 40 degrés.

Aussitôt préparées, la gélatine ou la gélose nutritive sont versées dans des tubes à essai (fig. 1660), préalablement stérilisés à l'étuve sèche à 200 degrés. Dès qu'ils sont chargés, ces tubes sont fermés avec un tampon d'ouate, puis portés à l'autoclave à 110-115 degrés pour la stérili-

sation. Il faut remarquer que si l'on prolonge trop l'action de la chaleur, la gélatine perd la propriété de se solidifier par le refroidissement; aussi stérilise-t-on parfois à une température de 100° seulement, mais en répétant plusieurs fois l'opération (p. 1204). Pendant le refroidissement, on incline plus ou moins le tube (*A*), ou bien on le laisse vertical (*B*), selon l'étendue de surface de culture que l'on veut obtenir.

Ajoutons qu'au lieu de gélatine ou de gélose, on peut employer les milieux solides les plus divers, tels que le pain, des tranches de Pomme de terre cuite, des fruits, etc. D'une manière générale, c'est par tâtonnement seulement que l'on arrive à définir le milieu le plus propre au développement de l'espèce considérée.

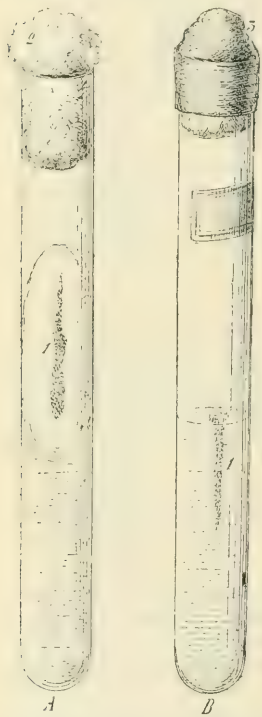


Fig. 1660 et 1661. — Tubes à gélatine nutritive. — *A*, culture en surface ; *1*, colonie bactérienne ; *B*, culture en profondeur ; *2*, tampon d'ouate ; *3*, capuchon de caoutchouc, recouvrant ce dernier, pour empêcher la dessiccation (Arloing).

2° **Ensemencement.** — *a*) *Milieux liquides.* — Si la culture du germe doit se faire en milieu liquide, on verse d'abord un peu de bouillon dans une série de *matras* de verre (fig. 1662), à col rodé, sur lequel s'adapte une tubulure rétrécie vers le haut et fermée avec un petit tampon d'ouate ; au préalable, ces matras sont bien nettoyés et stérilisés à sec à 200°.

Au moment d'y introduire le bouillon, on brise la pointe du siphon de la conserve (fig. 1658, *p*), non sans l'avoir flambée ; on souffle dans la tubulure ouverte, tout en écartant les branches de la pince, et on laisse couler dans chaque matras la quantité voulue de bouillon. Les matras chargés sont aussitôt fermés. Après avoir abandonné la pince à elle-même, on ferme de nouveau la pointe du tube à la lampe.

Pour vérifier la stérilité des matras ainsi pourvus de bouillon, on les expose à l'étuve pendant deux jours à la température de 34 à 36° : le bouillon doit rester parfaitement limpide.

On procède ensuite à l'*ensemencement*. Si la Bactérie à cultiver vit dans un milieu solide ou pâteux, on en extrait une petite parcelle, au moyen d'une *aiguille de platine* flambée,

c'est-à-dire portée préalablement au rouge dans la flamme de l'alcool, ce qui détruit les substances organiques qui peuvent y être attachées ; puis on dépose un peu de semence dans chaque matras sur le bouillon, et on referme aussitôt.

Fig. 1662 et 1663. — Matras Pasteur. Celui de gauche est couvert d'un capuchon de verre ; celui de droite simplement d'un cornet de papier (*p*).

Quand la Bactérie végète dans une humeur (sang, pus,...), on en aspire une petite quantité au moyen d'une *pipette* stérilisée (fig. 1664), et on en dépose pareillement une trace sur le bouillon.

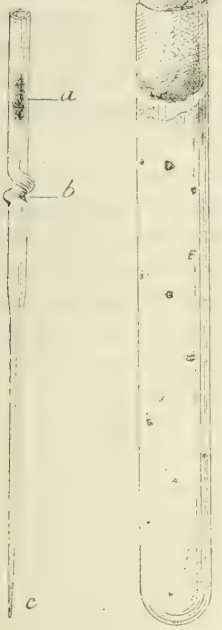


Fig. 1664. Fig. 1665.

Fig. 1664. — Pipette stérilisée pour puiser les humeurs, chargées de Bactéries. — *a*, tampon d'ouate ; *b*, étranglement, qui arrête le liquide pendant l'aspiration ; *c*, pointe fermée.

Fig. 1665. — Tube à gélatine préparé pour l'isolement des diverses Bactéries contenues dans le milieu étudié. On voit les colonies formées par ces dernières sur la paroi (Esmarch).

Si la culture prospère, on en prélève une goutte que l'on dépose dans un nouveau matras, chargé de bouillon frais, et ainsi de suite, ce qui conduira à une culture pure de l'organisme étudié, c'est-à-dire entièrement débarrassée des substances dans lesquelles il végétait tout d'abord.

Si le développement ne se produit pas, on se préoccupe d'apporter, par tâtonnement, des modifications au milieu nutritif, telles qu'elles rendent l'aliment assimilable.

b) *Milieux solides.* — Lorsque le semis doit être fait en milieu gélatineux, on dispose côte à côte une série de tubes stérilisés, préparés à l'avance, comme il a été dit plus haut, et on les ensemence avec l'aiguille de platine, soit en promenant simplement cette dernière, chargée de germes, à la surface de la gélatine (fig. 1660, *A*), soit en la plongeant dans la profondeur (*B*).

L'avantage des cultures sur gélatine est de permettre de *distinguer* plus facilement *les colonies des diverses espèces*

bactériennes, qui pourraient se trouver mêlées dans la semence et dont une seule est à cultiver.

Séparation des espèces d'un mélange. — Pour réaliser cette séparation, on fait fondre, à une douce température, la gélatine d'un tube stérilisé ; on y délaye une très petite quantité de la matière à analyser, et on ferme aussitôt avec le tampon d'ouate. En inclinant ensuite le tube presque horizontalement et en le tournant entre les doigts sous un filet d'eau froide, on amène la gélatine à former sur toute la paroi du verre un revêtement régulier, dans lequel les germes se trouvent maintenant disséminés (fig. 1665).

Les colonies des diverses espèces bactériennes qui ont pu coexister dans la semence ne tarderont pas à apparaître çà et là, si la température est convenable, sous forme de petites taches : en recueillant une parcelle de l'une ou de l'autre d'entre elles avec l'aiguille, on sera à même de cultiver l'espèce correspondante isolément, et, par ce moyen, d'obtenir la culture pure recherchée.

CHAPITRE IV

LES BACTÉRIACÉES PATHOGÈNES

Définition : toxines. — Les Bactériacées virulentes, cause des maladies contagieuses (choléra, fièvre typhoïde, rage, diphtérie, charbon,...), exercent d'ordinaire leur action nocive par l'intermédiaire de poisons spéciaux, les *toxines*, qu'elles excrètent dans le milieu ambiant, à mesure qu'elles les élaborent. Physiologiquement, les toxines caractérisent les Bactériacées pathogènes ou *virus*, comme les sécrétions diastasiques sont la marque originale du travail nutritif chez les espèces hydratantes (p. 1210).

Ces mêmes poisons prennent naissance dans les putréfactions, notamment dans les décompositions cadavériques, où leur existence a été tout d'abord reconnue ; de là leur dénomination première de *ptomaïnes*. C'est aux toxines que les viandes altérées doivent de pouvoir devenir dangereuses.

Les toxines sont des composés organiques azotés, basiques, ordinairement cristallisables, et dont les propriétés générales sont celles des alcaloïdes ; les unes sont ternaires sans oxygène, les autres quaternaires.

Principales toxines. — Parmi les toxines cadavériques, qui peuvent d'ailleurs changer au cours d'une même putréfaction, on remarque la *cadavérine* ($C^5H^{16}Az^2$), la *putrescine* ($C^4H^{18}Az^2$), etc. Parmi celles fabriquées par les espèces pathogènes dans les milieux naturels ou artificiels propres à leur développement, on connaît la toxine typhique, qui, injectée à petite dose au Cobaye à l'état de chlorhydrate, provoque la mort en quarante-huit heures ; la toxine du Bacille du charbon ; celle du Bacille diphtérique ; etc.

Une même espèce peut sécréter plusieurs produits toxiques. Ainsi, les cultures du Bacille pyocyanique renferment une série de principes excrétés, qui sont les uns volatils, d'autres insolubles dans l'alcool, d'autres solubles dans

ce réactif, et ils provoquent chacun des troubles organiques particuliers. Les cultures du Bacille du tétanos renferment la *tétanine* ($C^{18}H^{20}Az^2O^5$), qui cause des accidents tétaniformes, et la *spasmotoxine*, principe convulsivant, etc.

Action indépendante des toxines. — D'après ce qui précède, une culture virulente peut être toxique en l'absence actuelle de tout germe vivant. Et en effet, en filtrant sur porcelaine une culture de Bacille du charbon ou de Micrococque du choléra des Poules et en inoculant ensuite à un animal le liquide privé de germes ainsi obtenu, l'intoxication se produit comme avec la culture intacte.

De même, un Mouton sain, à qui on transfuse une assez grande quantité de sang d'un Mouton charbonneux sur le point de succomber au mal, est le siège d'un empoisonnement, sans que l'on ait à constater dans son corps une multiplication notable des Bacilles inoculés : le sang renferme donc une toxine active en dissolution.

Généralité de la production des toxines. — Les excrétions toxiques qu'élaborent les Bactériacées virulentes sont loin d'être spéciales à ces microorganismes.

Les cellules normales des organismes supérieurs, notamment celles du pancréas et de la rate, en produisent aussi ; seulement, dans l'état de santé, ces toxines sont éliminées au fur et à mesure par le foie ou les reins, et elles n'occasionnent de troubles organiques que lorsqu'elles viennent à s'accumuler dans le sang. La toxicité normale de l'urine n'a pas d'autre origine ; tout naturellement, elle augmente chez les malades atteints d'affections virulentes.

Atténuation des virus : vaccins. — La sécrétion des toxines est étroitement liée aux conditions de milieu dans lesquelles végètent les Bactériacées pathogènes. En effet, par une culture appropriée, une espèce virulente peut être *atténuée*, c'est-à-dire transformée en une variété bénigne ou même tout à fait inoffensive ; mais il peut se faire aussi que la virulence soit *exaltée* dans le nouveau milieu (p. 1230).

Les cultures atténuées de Bactériacées forment la base du traitement préventif des maladies contagieuses, et, chose plus importante encore, la base du traitement de ces mêmes maladies déjà en voie d'éclosion : elles constituent, en un mot, des *vaccins*.

Imaginons, entre la culture primitive très virulente et la culture très atténuée, une série d'autres cultures intermé-

diaires, de toxicité régulièrement décroissante. L'organisme sujet aux atteintes de la maladie engendrée par le virus supporte sans inconvénient une inoculation de la culture la plus atténuée, ou tout au moins n'en éprouve qu'un malaise passager ; mais la modification survenue dans son sang, et, par suite, dans tout son organisme retentit sur les propriétés de ses éléments cellulaires et les accoutume à la minime proportion de toxine inoculée. Il devient dès lors possible, au bout d'un ou plusieurs jours, de procéder à l'inoculation de l'avant-dernière culture, qui est déjà plus active, mais que l'organisme supportera par suite de l'effet dû à la précédente, et ainsi de suite. Mis à même, de la sorte, de résister à des doses croissantes de poisons bactériens par des inoculations graduées, cet être finira par supporter la culture la plus virulente, qui, si elle lui était directement inoculée, lui donnerait sûrement la mort.

En d'autres termes, la culture la plus atténuée constitue un vaccin très faible ; les autres cultures, des vaccins de plus en plus actifs, et l'adaptation de l'organisme à la dose respective de poison qu'elles renferment fait que chaque terme de cette gamme ascendante de virulence est vaccinal pour le terme qui le précède immédiatement dans la série.

C'est donc le parasite lui-même, mais affaibli, qui est appelé à combattre l'affection qu'il engendre à l'état actif ; c'est la maladie bénigne qui, par l'effet de l'accoutumance, met l'organisme à l'abri des atteintes de la même maladie grave.

On verra plus loin que cette accoutumance résulte de la sécrétion, par l'organisme vacciné, d'une sorte de contre-poison, dit *antitoxine*, qui naît, par réaction du protoplasme cellulaire, de l'action excitante de la toxine sur les tissus et qui neutralise cette dernière, et au delà.

Tel est le principe de la vaccination bactérienne.

Découverte de l'atténuation. — La découverte de l'atténuation des virus a été faite par Pasteur en 1880, au cours d'une série de recherches sur le Microcoque du choléra des Poules. Comme il est arrivé en plus d'une autre circonstance, le hasard n'a pas été sans contribuer à cette découverte.

En cultivant dans du bouillon de Poule une goutte de sang de Poulet, atteint de choléra et par conséquent chargée de Microcoques (fig. 1666), et en déposant le jour suivant une goutte de cette première culture dans un nouveau bouillon, et ainsi de suite, Pasteur se préoccupait d'éliminer, par ces cultures successives, toute trace du sang de la goutte originelle, pour ne conserver en définitive que les Microcoques, prodigieusement

multipliés. Or, la virulence de la dernière culture pure était tout aussi grande que celle du sang de Poulet et tuait les Poules inoculées en vingt-quatre ou quarante-huit heures; d'où il résultait que le Microcoque était bien la cause de la maladie, et non, comme il peut arriver en d'autres cas, une conséquence d'un état morbide antérieur de l'organisme.

Toutefois, une condition de la permanence de l'activité de ces cultures est qu'on n'attende pas plus de vingt-quatre heures pour passer d'une

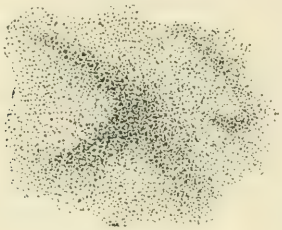


Fig. 1666.

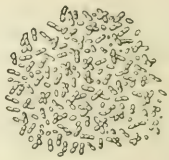


Fig. 1667.

Fig. 1666. — Culture du Microcoque du choléra des Poules (*Micrococcus choleræ Gallinarum*).

Fig. 1667. — Même Microcoque, grossi : les cellules sont isolées, ou réunies par deux (*Diplocoques*) ou par trois (gr. : 1000).

culture à la suivante. Or, le hasard a voulu qu'une fois la période intermédiaire ait été beaucoup plus longue, et l'inoculation de cette culture, vieille de plusieurs jours, a donné à constater ce fait nouveau que, loin de faire naître la maladie, elle restait sans effet, ou du moins ne provoquait qu'une courte période d'affaissement et d'inappétence; mais, chose décisive, les Poules ainsi traitées étaient *vaccinées*, c'est-à-dire résistaient à l'inoculation du virus très actif, qui, directement, leur donne presque sûrement la mort.

Peu de temps après, Toussaint montra de son côté que l'on pouvait préserver les Moutons de la maladie du charbon, en leur inoculant du sang charbonneux, préalablement chauffé à 55° pendant dix minutes.

Dans le premier cas, l'atténuation de la virulence est due à l'action prolongée de l'oxygène atmosphérique sur la culture à la température ordinaire ; dans le second cas, elle résulte plus promptement de l'action de la chaleur.

Le fait fondamental de l'atténuation des virus ayant été ainsi établi, l'application des méthodes scientifiques les plus rigoureuses et les plus délicates devenait indispensable pour faire de la virulence une propriété d'intensité variable au gré de l'opérateur, susceptible d'être fixée à des degrés strictement déterminés, caractéristiques d'autant de races de l'espèce étudiée. C'est dans ces conditions seulement, que les cultures pures pouvaient intervenir efficacement dans le traitement des maladies contagieuses.

Vaccin de la variole. — La vaccination est pratiquée, comme l'on sait, depuis longtemps contre la variole. Les pus-

tules de la peau qui caractérisent cette maladie sont chargées de Microcoques infectieux, voisins, sinon identiques, de ceux des pustules (*cow-pox*), qui se développent chez la Vache, notamment sur le pis, et qui constituent la source du vaccin humain.

Ici encore, c'est une constatation purement contingente qui a permis à Jenner d'arriver à la pratique de cette vaccination. On avait en effet remarqué que les personnes qui avaient été une fois atteintes de *picote* ou *cow-pox*, maladie bénigne, pour avoir trait des Vaches couvertes de pustules virulentes, se trouvaient ensuite préservées de la variole sous sa forme active. C'est donc que le corps de l'animal atténue la virulence du Microcoque et en fait un vaccin.

Méthodes d'atténuation des virus. — D'une manière générale, c'est par une modification de milieu, défavorable au développement, que l'on provoque la diminution de virulence; mais, selon la nature de la modification déprimante et la durée de son action, on obtient, soit une *atténuation passagère*, qui n'intéresse que les Bactéries actuellement soumises au traitement, soit une *atténuation permanente*, transmissible aux générations ultérieures, devenue, en un mot, héréditaire et caractéristique de la race nouvelle. Or, c'est évidemment cette dernière variation qu'il importe surtout de poursuivre, en vue de la préparation des vaccins.

On y arrive de diverses manières.

1° *Atténuation par l'oxygène atmosphérique.* — L'oxygène de l'air exerce à la longue sur la majorité des Bactériacées une action déprimante.

Une des espèces pathogènes les plus sensibles à son action est le Microcoque du choléra des Poules (fig. 1667). On a vu en effet comment une culture, maintenue à l'air pendant quelques jours, perd progressivement sa virulence, au point de devenir inoffensive. Or, en ensemençant une de ces cultures atténuées ou *vaccins* dans du bouillon frais et en renouvelant le semis à intervalles suffisamment rapprochés, on constate, par l'action des cultures sur les Poules, que le virus conserve son degré atténué d'activité, au lieu de reprendre sa virulence première : l'atténuation est donc bien durable.

On peut obtenir de la même manière le vaccin du Bacille du *rouget* du Porc (fig. 1655).

C'est à l'oxygène de l'air, incessamment renouvelé au travers du tampon d'ouate du matras, qu'est dû l'affaiblissement de la végétation ; dès les premiers jours, les Micrococques, jusque-là répandus dans tout le bouillon, s'accumulent au fond. En tubes scellés, les cultures restent au contraire virulentes, même dix mois après leur introduction.

On a pu atténuer pareillement le Bacille du charbon au moyen de l'oxygène comprimé, par exemple en employant l'oxygène pur, à 2 atmosphères, ou l'air libre à 10 atmosphères, à la température de 38°, optimale pour la végétation ; à cet effet, les cultures successives sont maintenues pendant plusieurs semaines sous pression. On constate aussi que les dernières générations ne se développent plus que faiblement, et comme leurs propriétés, plus ou moins atténuées, se maintiennent fixes dans les cultures ultérieures faites à l'air libre, elles constituent par là même des vaccins, de virulence graduée, selon la durée d'action de l'oxygène.

2° *Atténuation par la chaleur en présence de l'air.* — Cette méthode est aujourd'hui spécialement employée pour la préparation du vaccin du *charbon* (p. 1236), qui confère aux animaux inoculés une solide immunité pour plusieurs années ; opère pour cela à la température de 42°,5.

Quand la température est plus élevée, l'atténuation se fait plus promptement ; mais elle est alors éphémère, en raison du changement trop brusque qu'elle introduit dans la culture, ce qui empêche les Bacilles de s'y adapter complètement. Ainsi, à la température de 50°, le sang charbonneux frais et défibriné, peuplé de Bacilles très virulents (fig. 1668) devient inoffensif, lorsqu'il est maintenu à cette température, par petites quantités, pendant quinze à dix-huit minutes ; déjà au bout de vingt minutes, les Bacilles meurent. Au contraire, ce même sang reste encore virulent après huit minutes seulement de séjour au bain-marie à 50°, sans conserver toutefois sa toxicité première ; car il tue à peine la moitié des animaux inoculés.

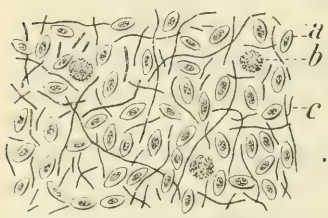


Fig. 1668. — Bacille du Charbon, développé dans le sang de la Grenouille. — *a*, globules rouges ; *b*, leucocyte ; *c*, Bacilles isolés ou associés en filaments (Arloing).

De même, une culture pure et virulente de Bacille du charbon, faite dans du bouillon, n'exerce plus aucune action sur le Cobaye, lorsqu'elle a subi pendant trois heures l'action d'une température de 47° : à cette température, l'atténuation est rendue manifeste par l'impossibilité où se trouve le Bacille de former de vraies spores, mais seulement des rudiments, incapables de développement.

Une atténuation obtenue aussi promptement n'est que passagère ; car, en exposant la culture atténuée à la température optimum d'environ 35°, des spores normales prennent de nouveau naissance, et de ces spores sortent des Bacilles virulents.

On a pu cependant pratiquer avec succès des inoculations préventives sur le Bœuf et le Mouton, en prenant comme premier vaccin, de virulence faible, le sang charbonneux défibriné, chauffé à 50° pendant quinze minutes, et comme second vaccin, plus fort, destiné à être inoculé quelques jours après le précédent, le sang virulent chauffé seulement pendant dix minutes, à la même température.

Atténuation du venin des Serpents, etc. — Le *venin des Serpents* (Vipère), dont le principe actif est assimilable à une toxine bactérienne, est de même atténué par l'action d'une température de 75°, au bout de quelques minutes ; le sang de la Vipère et de la Couleuvre, ainsi que celui des Anguilles, des Hérissons, etc., qui sont venimeux, lorsqu'ils sont injectés à l'état frais, perdent leur nocivité par l'action d'une température de 58°, prolongée pendant quinze minutes.

Mais la chaleur n'agit ici que sur la toxine, issue de certaines cellules du corps de l'animal, et non, comme dans le cas des maladies contagieuses, sur l'organisme même qui élabore le poison, et c'est simplement par décomposition partielle, ou peut-être par une transposition isomérique de la molécule du venin, que l'atténuation est obtenue.

3° *Atténuation par les antiseptiques.* — Les antiseptiques peuvent, comme l'oxygène et la chaleur, déprimer la virulence bactérienne, en donnant lieu à des races asporogènes.

Ainsi, une solution d'*acide phénique* au 1/800e, introduite dans une culture du Bacille du charbon, agit comme la température de 42°,5, c'est-à-dire ne s'oppose pas à la multiplication cellulaire, mais empêche la production des spores. Au bout d'environ quinze ou vingt jours, le Bacille devient inoffensif, même pour de petits animaux comme le Lapin.

La solution de *bichromate de potassium* exerce une action plus intense et plus rapide. Déjà à la dose de 1/2000e, ce sel arrête la sporulation, et, au bout de trois jours, la virulence

se trouve très sensiblement diminuée, puisque la moitié seulement des Moutons inoculés meurent du charbon. Après plusieurs cultures dans ce milieu antiseptique, on constate que l'atténuation du Bacille ensemencé est fixée, et elle se maintient intacte, au point que, transportée dans le bouillon normal, la race obtenue n'y reprend plus la virulence première.

4° *Atténuation ou exaltation de la virulence par le passage dans certains organismes.* — Lorsqu'un virus passe de l'organisme où il végète normalement dans le corps d'un autre animal, l'adaptation au nouveau milieu, en un mot l'acclimatement, se traduit d'ordinaire, soit par une *exaltation*, soit par une *atténuation* de sa virulence, selon le degré d'affinité entre ce milieu et le virus.

C'est ainsi que le Singe déprime le *virus rabique* prélevé sur le Chien, tandis que le Lapin l'exalte. Et, en effet, après plusieurs passages de Singe à Singe, ou de Lapin à Lapin, le virus du Singe devient inoffensif pour le Chien, tandis que celui du Lapin lui donne sûrement la maladie, ce qui n'est pas toujours le cas avec la rage du Chien.

L'organisme du Cobaye est exaltant pour le virus rabique, comme celui du Lapin.

Remarquons qu'un virus atténué ou exalté par son passage dans un organisme donné n'est pas nécessairement atténué ou exalté pour l'organisme sur lequel ce virus a été primitivement prélevé.

Ainsi, le Bacille du *rouget* ou *mal rouge du Porc* (fig. 1655) gagne en virulence en passant par le sang du Lapin et du Pigeon, puisque le sang du premier Lapin mort de la maladie fait périr plus rapidement un second, et ainsi de suite, de passage en passage, jusqu'à une certaine limite de raccourcissement dans la durée de la maladie, qui caractérise l'acclimatement. Mais, chose curieuse, le virus qui a acquis le maximum d'activité dans le Pigeon et qui est acclimaté à son organisme n'a plus aucun effet sur le Porc, ou tout au moins il ne lui donne qu'une maladie bénigne ; bien plus, le Porc se trouve vacciné contre le mal que pouvait lui communiquer un de ses semblables. Il est vrai que si le sang du Pigeon contient des Bacilles plus virulents, il renferme aussi les produits nés de la réaction de son propre organisme ; or, ces produits peuvent intervenir dans le Porc pour modérer l'action des toxines bacillaires, être, en un mot, vaccinants.

Ainsi, l'exaltation de la virulence peut être limitée, pour ce qui est de ses effets, à l'organisme exaltant ; mais on sait aussi, inversement, que le virus rabique du Chien, exalté par le Lapin, se montre pareillement plus violent pour le Chien (p. 1240).

5° *Atténuation par la lumière solaire.* — Exposées à la lumière directe du soleil, notamment en présence de l'air, dont la lumière accroît sans doute le pouvoir oxydant, les Bactériacées perdent en activité végétative et par suite en virulence, et même, à la longue, elles périssent. Il est notoire, par exemple, que la pleine lumière solaire hâte la guérison des plaies superficielles ou des ulcères microbiens.

Au bout de vingt-cinq heures d'insolation, une culture de Bacille du charbon, inoculée en petite quantité, devient inoffensive ; tandis qu'après vingt heures seulement, elle est encore capable de tuer le Cobaye. Le Bacille de la tuberculose perd pareillement sa virulence, après une journée d'exposition à la radiation solaire directe. Dans cette atténuation, ce sont les radiations les plus réfrangibles (bleues et violettes) qui sont les plus actives.

On voit par ce qui précède que, dans les *milieux aérés et éclairés*, les Bactériacées pathogènes ne sauraient longtemps se maintenir, surtout quand l'action de l'oxygène et de la lumière est renforcée par celle des antiseptiques.

De ces faits découlent les règles fondamentales d'Hygiène.

Immunité naturelle. — Les excrétions virulentes des Bactériacées n'engendrent pas forcément un état morbide dans tous les organismes où elles prennent naissance. C'est ainsi que diverses espèces animales se montrent réfractaires à certaines maladies, alors que d'autres sont périodiquement décimées par elles : les premières sont douées, comme l'on dit, d'*immunité naturelle*, par opposition à l'*immunité acquise*, qui est conférée par les vaccins.

Le Chien, par exemple, contracte très rarement le charbon, lorsqu'on lui inocule le virus à la dose, relativement faible, qui communiquerait sûrement la maladie à un Mouton ; de même, les inoculations du Bacille virgule (Vibrion cholérique) du choléra asiatique restent sans effet sur les animaux originaires des régions de l'Inde, où, cependant, chaque année, ce mal sévit effroyablement sur l'Homme.

L'immunité naturelle contre les maladies infectieuses admet plusieurs causes.

1° Tantôt les éléments cellulaires de l'hôte restent indifférents, *insensibles aux toxines bactériennes*, auquel cas l'animal envahi peut constituer un véritable danger pour les espèces très accessibles au même virus, puisqu'il ne présente aucun symptôme de maladie.

C'est sans doute à cette inexcitabilité cellulaire que les Vipères et autres animaux venimeux doivent l'immunité complète dont ils jouissent vis-à-vis de leur propre venin; car leur sang renferme des principes toxiques. Celui de la Vipère est assez actif pour que deux centimètres cubes, injectés dans le péritoine d'un Cobaye, provoquent la mort.

L'excrétion du venin ne se fait donc pas seulement vers le dehors, dans la cavité de la glande, mais encore vers l'intérieur, dans le sang; il y a, en d'autres termes, *excrétion interne*. Seulement la constitution des éléments cellulaires de ces organismes est telle que le poison environnant n'a aucune prise sur eux.

2° Ailleurs, c'est la *composition défavorable des humeurs organiques*, et notamment celle du plasma sanguin, ou encore une température trop élevée, qui s'opposent à la pullulation des Bactéries inoculées. On sait, du reste, par les cultures, combien grande est la sensibilité des espèces bactériennes aux changements de composition des milieux nutritifs (p. 1211).

L'alcalinité du plasma sanguin paraît être une des conditions de l'action bactéricide de cette humeur, à en juger du moins par l'effet bienfaisant des pansements au bicarbonate de sodium sur les plaies de nature bactérienne.

D'autre part, les Oiseaux résistent au charbon, grâce à la température élevée de leur corps (42°), température qui est sensiblement celle de l'atténuation du Bacille (p. 1239).

3° Le plus fréquemment, semble-t-il, l'organisme envahi résiste à l'empoisonnement, en opposant à l'action irritante, exercée par les toxines sur ses éléments cellulaires, un principe antagoniste, dit *antitoxine*, capable de neutraliser le poison et même de vacciner le corps.

Un organisme qui se comporte de la sorte ne prendra directement la maladie que si l'inoculation porte sur une grande masse de virus. Le Chien, par exemple, qui résiste si bien aux doses faibles de virus charbonneux, presque toujours

mortelles pour le Mouton, est cependant frappé de la maladie, lorsqu'on lui injecte une dose massive de Bacilles.

On verra plus loin (p. 1245) que le traitement de la diphtérie repose précisément sur la propriété qu'offrent certains organismes de réagir à des doses croissantes de toxines par une abondante sécrétion d'antitoxines.

4° Enfin, les Bactéries inoculées peuvent être détruites par *phagocytose*, grâce aux globules blancs du sang et aux cellules migratrices en général du tissu conjonctif, qui les englobent, les attaquent et les décomposent.

Ces éléments cellulaires sont, comme l'on sait, doués de mouvements amiboïdes (fig. 1669), et c'est au cours de leur

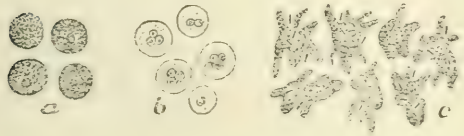


Fig. 1669.

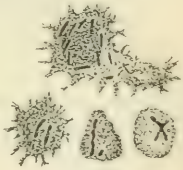


Fig. 1670.

Fig. 1669. — *a*, leucocytes ou phagocytes au repos (gr. : 500) ; *b*, les mêmes, après action de l'acide acétique, montrant les noyaux ; *c*, phagocytes émettant des pseudopodes et englobant des Bactéries.

Fig. 1670. — Phagocytes, ayant englobé des Bactéries, et observés dans un foyer gangréneux.

reptation qu'ils englobent les Bactéries et plus généralement tous les éléments figurés, inutiles à l'organisme, qu'ils peuvent rencontrer. En inoculant une culture atténuée de Bacille du charbon dans le tissu conjonctif sous-cutané, on constate ultérieurement, au microscope, la présence de nombreux Bacilles à l'intérieur des globules blancs ou *phagocytes* ; ces Bacilles ainsi englobés (fig. 1670 et 1671) meurent sous l'action digestive dont ils sont l'objet, ou peut être simplement parce qu'ils se trouvent dans des conditions de milieu défavorables à leur fonctionnement (manque d'oxygène,...).

C'est probablement à la phagocytose que les morsures des Chiens enragés doivent de rester si souvent sans effet.

La phagocytose n'est pas générale. — Toutefois, le rôle destructeur des globules blancs, qui leur a valu le nom de phagocytes, est loin d'être absolu.

Si, dans certains cas, ils interviennent nettement pour entrer en lutte avec les Bactéries, et par suite protéger l'organisme contre l'infection,

dans d'autres, au contraire, ils n'empêchent en rien la maladie de se développer et de suivre son cours normal, et alors l'incorporation des Bactéries par les globules blancs, qui a lieu en quelque sorte fatalement par le fait des mouvements amiboïdes et du rapprochement des pseudopodes, n'est nullement accompagnée de destruction.

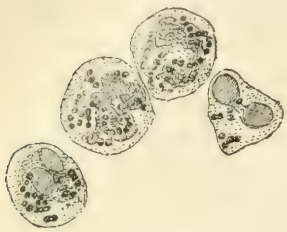


Fig. 1671. — Globules du pus (phagocytes) de la péritonite, remplis de Micrococques (ou Streptocoques) (*Streptococcus pyogenes*) (gr. : 800).

Ailleurs enfin, les cellules amiboïdes restent indifférentes à la présence des Bactéries. On a même constaté expérimentalement que, grâce aux substances qu'elles sécrètent, certaines espèces bactériennes exercent sur les phagocytes une action répulsive, alors que d'autres espèces produisent l'effet contraire. Ces dernières, douées de *chimiotaxie positive*, sont vouées en quelque sorte à la phagocytose ; les premières, au contraire, à *chimiotaxie négative*, échappent aux atteintes des phagocytes.

Ainsi, en introduisant des cultures de charbon, de choléra des Poules, etc., dans des tubes capillaires fermés à une extrémité, et en les enfonçant dans les sacs lymphatiques dorsaux de la Grenouille, on constate, après vingt-quatre heures, que de nombreux leucocytes s'y sont introduits ; tandis que les mêmes tubes, pourvus simplement de bouillon, n'en renferment qu'un nombre négligeable.

Par analogie avec le pouvoir destructeur réellement exercé par les phagocytes sur certaines espèces bactériennes, on a pensé que peut-être ces mêmes cellules, et spécialement les globules blancs du sang, seraient chargées aussi de la sécrétion des antitoxines, destinées à neutraliser les toxines ; mais ce n'est là qu'une hypothèse. Il paraît plus rationnel d'admettre que cette dernière fonction est exercée indistinctement par tous les tissus de l'organisme envahi.

De quelques maladies contagieuses. — Les maladies contagieuses aujourd'hui les mieux connues sont : le *charbon*, la *rage* et la *diphtérie*. Leurs vaccins sont préparés par autant de méthodes différentes.

1. — Charbon. — La maladie du charbon sévit d'ordinaire sur le Mouton, plus rarement sur le Bœuf et le Cheval, et les épidémies qu'elle provoque ont causé de grandes pertes aux éleveurs jusqu'à la découverte, encore récente, de la vaccination anticharbonneuse.

Les animaux atteints du charbon sont aussitôt frappés d'abattement ; leurs yeux se congestionnent ; leur respiration devient inégale et bruyante. La mort suit d'ordinaire de près les premiers symptômes de la maladie ; dans les cas extrêmes, quelques heures suffisent à abattre l'animal. Le sang est alors coloré en noir, ce qui a fait donner à la maladie le nom

de *charbon* ; d'autre part, la rate est toujours hypertrophiée, d'où l'autre nom de *sang de rate*.

En examinant au microscope une gouttelette de sang de l'animal qui vient de succomber ou qui traverse la dernière phase de la maladie, on y trouve, mêlées aux globules, une multitude de baguettes unicellulaires de quelques millièmes de millimètre de longueur (fig. 1672 et 1673, *b*) : c'est là le Bacille du charbon (*Bacillus anthracis*), toujours dissocié dans le sang vivant.

La simple inoculation d'une goutte de ce sang virulent entraîne la mort dans l'espace d'un ou deux jours. L'Homme qui manie le corps des animaux charbonneux peut contracter la maladie par les blessures de la peau ; il suffit pour cela qu'un peu de sang charbonneux, ou encore une gouttelette du liquide des pustules qui couvrent le corps des animaux malades, vienne à être déposée sur une écorchure (fig. 1676).

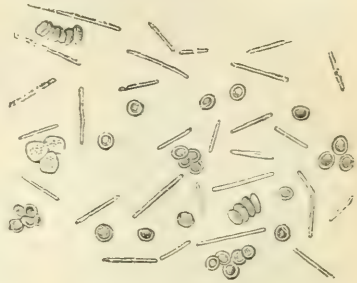


Fig. 1672. — Bacilles du charbon, les uns unicellulaires, les autres cloisonnés et en voie de dissociation, observés dans le sang d'un Cochon d'Inde, peu après l'inoculation du virus ; à gauche, trois globules blancs.

Culture du Bacille. — La culture du Bacille du charbon se fait dans le bouillon de Levure, préparé comme il a été dit plus haut (p. 1218).

Dans un premier matras chargé (fig. 1662), on dépose une gouttelette de sang virulent, et on porte à l'étuve à 35°. Le lendemain des flocons apparaissent dans la liqueur, indices d'une grande activité de végétation. Une goutte de cette première culture est ensuite déposée dans un second matras chargé de bouillon frais, et ainsi de suite.

Evidemment, les dernières cultures obtenues de la sorte ne renferment plus trace, pour ainsi dire, de sang, tellement la goutte primitive a été diluée par ces passages successifs ; par contre, toutes les cultures restent peuplées de Bacilles. Or, inoculées sous la peau, à la dose de quelques gouttes, ces *cultures pures* en bouillon de Levure donnent la maladie du charbon, comme le sang infecté lui-même.

Dans ce nouveau milieu, la forme du Bacille est toute différente de celle qui caractérise le sang. Au lieu de se dissocier, les cellules, nées les unes des autres par le cloisonnement transversal, restent unies et forment à la longue des *filaments* (fig. 1673, *a*), qui peuvent atteindre plusieurs centimètres de longueur : or, ce sont ces amas de filaments qui produisent le trouble floconneux des cultures. En outre, des *spores* ovoïdes et très réfringentes apparaissent dans les cellules (fig. 1673, *d*), tandis qu'il ne s'en constitue jamais dans les Bacilles du sang frais. La production des spores indique que les conditions de la végétation deviennent défavorables, ce qui tient en partie à ce que les cultures sont beaucoup moins aérées que le sang vivant. Or, le Bacille du charbon est essentiellement aérobie : le manque d'oxygène dans le bouillon de Levure intervient donc bien probablement pour provoquer la sporulation.

Le Bacille du charbon cesse de former ses spores à la température de

44°, et il ne donne que des rudiments de spores à 42°. Il meurt à 60°, au bout d'un quart heure ; à 50°, au bout de vingt minutes. Les spores sont tuées à 100°. On voit par là qu'une bonne cuisson est de nature à rendre inoffensive une viande qui renfermerait des germes de charbon.

Propagation du charbon — Dans le sang des animaux morts de la maladie, le Bacille du charbon se comporte comme dans les cultures, c'est-à-dire que, faute d'oxygène, il acquiert la forme filamenteuse et produit ses spores ; ces dernières (fig. 1673, *f*) peuvent rester longtemps à l'état de vie latente, sans perdre leur faculté germinative.

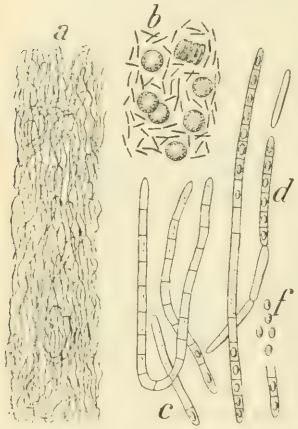


Fig. 1673 à 1675. — Bacille du charbon (*Bacillus anthracis*). — *a*, thalle filamenteux d'une culture en bouillon de Levure (gr. : 100) ; *b*, Bacilles isolés dans le sang (gr. : 400). — *c*, filament grossi, montrant les cloisons et quelques spores ; *d*, chapelet de spores ; *f*, spores libres.

Après la décomposition des chairs des cadavres enterrés, les spores subsistent, mêlées à des débris organiques et à la terre ambiante, et il suffit qu'elles soient ramenées à la surface du sol, pour être à même d'infecter à nouveau le bétail ; car le vent les dissémine alors avec facilité dans les pâturages avoisinants. Une pareille exhumation est précisément accomplie par les Vers de terre. Vivant simplement des matières organiques mélangées à la terre, le Lombric a, en effet, beaucoup de chance d'ingérer des spores, en même temps que l'humus, lorsqu'il rampe au voisinage des cadavres charbonneux. Mais les spores ne font que traverser le tube digestif du Lombric, sans lui nuire en rien, et comme l'animal rejette ensuite à la surface du sol, sous forme de petits tortillons, la terre qui remplit son intestin, les spores se trouvent par là même en état de propager la maladie.

L'inoculation sera d'autant plus sûre que le Mouton qui broutera l'herbe infectée offrira dans sa muqueuse buccale ou pharyngienne plus de solutions de continuité, telles qu'éraflures ou autres blessures, dues à la présence de piquants (Chardons,...) dans le fourrage ; car alors la pénétration des spores dans le sang, milieu par excellence du virus charbonneux, sera aussi directe que possible.

L'expérience a du reste montré que l'herbe tendre ensemencée de spores cause une mortalité beaucoup moindre chez le Mouton ou le Bœuf que cette même herbe mélangée de Chardons : dans le premier cas, en effet, les spores peuvent traverser le tube digestif sans s'introduire dans le sang, faute de solutions de continuité, et alors elles sont évacuées telles quelles, avec les résidus de la digestion.

Atténuation du Bacille du charbon : vaccination anticharbonneuse. — 1° *Préparation du vaccin.* — Les diverses méthodes précédemment exposées peuvent être employées pour atténuer le virus charbonneux.

Toutefois, en vue des innombrables inoculations préventives, faites aujourd'hui aux animaux domestiques, on n'a recours, comme plus pratique dans l'application et plus précise, qu'à la méthode de Pasteur, basée sur l'*action combinée de la chaleur et de l'oxygène atmosphérique* (p. 1228) ; mais on a obtenu aussi d'excellents résultats avec le vaccin préparé au moyen de l'oxygène pur comprimé (p. 1227).

On part des cultures virulentes pures, préparées dans le bouillon de Levure, comme il a été dit plus haut, à la température de 35-38°. Ces cultures, non renouvelées, sont exposées au thermostat (fig. 1641), à la température constante de 42°,5, dite *température dysgénésique*, à laquelle le Bacille, tout en continuant à s'accroître et à multiplier les cellules de ses filaments, ne produit pourtant plus de spores, ou tout au moins ne donne plus que des spores rudimentaires, sous forme de simples granulations brillantes. En un mot, à 42°,5, on obtient une forme douée de végétabilité active, mais asporogène.

Or, avec le temps, la virulence de ces cultures diminue peu à peu, et les formes qui se différencient à cette température conservent ensuite leurs caractères atténués, ce que l'on constate en poursuivant leur culture à la température normale ou *eugénésique* de 37°. Et tandis que le liquide de la culture initiale, inoculé en petite quantité, dès après le premier ou le second jour, sous la peau d'une série de Moutons, leur donne à tous la maladie, au bout de huit jours ce même liquide ne tue plus que les individus de faible résistance organique, la moitié environ, *les autres étant désormais vaccinés* contre le charbon ; après douze jours et plus, la culture est devenue inoffensive, ou tout au moins ne produit que des troubles passagers : c'est un vaccin faible.

2° *Emploi du vaccin.* — Pour les animaux domestiques, on a recours d'ordinaire à deux vaccins : l'un faible, représenté par une culture de douze jours, par exemple, de force variable toutefois avec l'espèce à inoculer ; l'autre beaucoup plus actif. Les inoculations se font au moyen d'une petite seringue à injection, dont on enfonce la pointe dans la peau, à la base de la cuisse chez le Mouton, à la base de la queue dans une région dégarnie de poils chez le Bœuf ; on fait pénétrer ensuite une petite quantité de liquide de culture, avec ses Bacilles atténués, dans le tissu conjonctif sous-cutané, d'où il se répand aussitôt dans le sang.

Le premier vaccin prépare l'animal à recevoir le second, qui est beaucoup plus énergique et que seuls un petit nombre d'individus plus résistants pourraient recevoir directement sans inconvénient. La seconde inoculation se fait huit jours après la première.

L'immunité conférée de la sorte aux animaux est complète, puisqu'il est possible de leur inoculer du sang d'animaux récemment morts du charbon sans leur donner la maladie, tandis que des animaux témoins, non vaccinés et inoculés de même avec le sang charbonneux, succombent. Toutefois, l'immunité, quoique solide, n'est pas indéfinie, et il est bon de renouveler la vaccination au bout d'un ou deux ans.

On conçoit que, dans l'impossibilité où l'on se trouve de connaître le degré de résistance de chaque individu, la vaccination anticharbonneuse, même pratiquée pour plus de sûreté en deux fois, comme on vient de le dire, fasse quelques victimes, c'est-à-dire que la maladie se déclare parfois, soit après la première inoculation, soit après la seconde, auxquels cas les vaccins, même très atténués, sont encore trop forts.

D'autre part, un certain nombre d'individus, qui résistent à la vaccination, peuvent cependant n'avoir acquis de ce fait qu'une immunité très incomplète, sinon même nulle, c'est-à-dire que le sang charbonneux frais est à même de leur communiquer la maladie : pour ceux-là la vaccination aura été sans effet.

Néanmoins, malgré ces deux causes d'insuccès, la mortalité, établie

Fig. 1676. — Coupe de la muqueuse de l'estomac de l'Homme, atteint de *charbon*. — *a*, surface de la muqueuse, privée de son épithélium, et couverte de mucus avec Bacilles ; *b*, *b*, amas de Bacilles, envahissant les glandes gastriques (*g*) ; *c*, épithélium glandulaire ; *d*, vaisseaux lymphatiques dilatés (Arloing).

par les statistiques, ne dépasse pas 1 p. 100 du nombre total des individus vaccinés, tandis qu'elle s'élevait en moyenne à 10 p. 100 dans les grands centres d'élevage, avant la pratique de la vaccination. C'est maintenant par millions que se font les inoculations contre le charbon.

On voit, d'après ce qui précède, quelle économie considérable la connaissance scientifique du virus charbonneux a permis de réaliser dans les grands centres d'élevage.

Immunité naturelle contre le charbon. — Divers animaux, notamment

les Oiseaux, le Chien, etc., témoignent d'une remarquable résistance au charbon : des cultures, très virulentes pour le Mouton, restent sans action sur les Oiseaux et n'ont d'effet sur le Chien qu'à dose massive.

Pour les Oiseaux, l'immunité résulte de la température élevée de leur corps (42-44°), qui est sensiblement supérieure à la température optimum ou eugénésique (37°), mais par contre voisine de la température d'atténuation des cultures (42°5). Dans le sang des Oiseaux, les Bacilles très virulents, prélevés sur le Mouton, sont dans l'impossibilité de produire leurs spores, et ils ne sécrètent plus qu'une quantité insignifiante de toxine.

Mais il suffit de refroidir le corps de l'Oiseau pour que son sang devienne, comme celui des Herbivores, un milieu favorable à la pullulation des Bacilles virulents, et c'est bien ce que montre l'expérience. En maintenant les pattes d'une Poule dans une eau assez froide pour abaisser leur température de quelques degrés et en inoculant ensuite quelques gouttes d'une culture active de charbon, la maladie ne tarde pas à se développer avec ses caractères normaux et à occasionner la mort.

Mais, dans la généralité des cas, l'immunité naturelle contre les maladies contagieuses est attribuable, soit à la composition spéciale du plasma sanguin, soit à l'inexcitabilité cellulaire, soit encore à la phagocytose (p. 1231).

2. — Rage. — La *rage* ou *hydrophobie* existe à l'état endémique chez le Chien (*rage des rues*), et elle se propage d'individu à individu par la salive virulente que les morsures introduisent dans le sang.

Le Loup, comme le Chien, est fréquemment atteint de rage, et ses morsures sont même plus dangereuses.

Remarquons dès maintenant que la salive de l'Homme et des animaux atteints de rage peut renfermer, indépendamment des germes propres de cette maladie, d'autres espèces bactériennes dont l'inoculation entraîne parfois, elle aussi, la mort. Il n'y a pas jusqu'à la salive de certaines personnes en bonne santé, qui n'offre des propriétés des plus toxiques, puisque, injectée dans la peau de petits animaux (Lapin, Cobaye), elle peut les faire périr.

Localisation du virus rabique. — Si l'on éprouve, par le moyen d'inoculations sous-cutanées, la virulence des divers organes du corps d'un animal qui vient de succomber à la rage des rues, on constate que ce sont les *centres nerveux* (cerveau, moelle) qui agissent le plus énergiquement, et plus spécialement la moelle allongée ou bulbe rachidien, centre encéphalique intermédiaire au cervelet et à la moelle épinière : c'est là que le germe rabique trouve les conditions les plus favorables à sa multiplication et à la manifestation de sa virulence.

Entre le moment de la morsure et celui de l'apparition des premiers symptômes, marquant l'envahissement des centres nerveux, s'écoule un laps de temps, dit *période d'incubation*, qui varie avec la nature de l'hôte et du virus, et aussi avec la distance du point lésé aux centres nerveux. A cet égard, une morsure à la tête ou au cou, et plus particulièrement une morsure de Loup, est plus dangereuse que toute autre.

Chez l'Homme, la période d'incubation varie de vingt-cinq à quarante et même à soixante jours : tout ce temps est nécessaire à la propagation

du mal le long des voies nerveuses jusqu'au lieu d'élection, cerveau ou moelle ; après quoi seulement, les symptômes mortels se manifestent.

On réduit au minimum la période d'incubation, en déposant directement une parcelle de moelle rabique à la surface même du cerveau, entre l'arachnoïde et la pie-mère, en un mot dans les espaces sous-arachnoïdiens : à cet effet, on procède préalablement à une trépanation du crâne. Or, après *inoculation intracranienne*, douze à quinze jours suffisent chez le Chien, quinze jours chez le Lapin, onze jours chez le Singe, pour que la maladie se déclare.

Nature du virus rabique. — La vaccination antirabique se fait indépendamment de toute culture pure préalable de l'agent actif de la maladie, à l'inverse du charbon (p. 1236) ; aussi le virus rabique a-t-il été en lui-même peu étudié.

On en a pourtant fait des cultures : c'est un *Micrococque* fort petit, qui pullule surtout dans le bulbe des animaux, quand ces derniers viennent à succomber au mal.

Influence de la nature de l'organisme sur la virulence du Microcoque rabique. — La rage permet de mettre en évidence ce fait remarquable de l'action déprimante ou exaltante (p. 1230) qu'exercent, selon leur nature, les organismes auxquels on inocule le virus prélevé sur le Chien.

1° *Organismes exaltants.* — L'organisme du Lapin, par exemple, exerce une action nettement exaltante. Lorsqu'elle lui est inoculée par injection intracrânienne, la rage du Chien ou rage des rues fait périr le Lapin en quinze jours. Or, si l'on prélève le virus rabique sur le bulbe de ce dernier, et qu'on l'inocule à un second Lapin, puis qu'on fasse, de même, passer le second virus à un troisième Lapin, et ainsi de suite, on constate que la période d'incubation se raccourcit de plus en plus, si bien qu'après une dizaine de passages sur le Lapin, elle n'est plus que de huit jours. Ces inoculations se font avec le liquide virulent, obtenu en délayant une tranche mince de moelle dans un peu de bouillon stérilisé.

Or, après vingt-cinq passages, la période d'incubation se réduit à sept jours, durée désormais fixe, quel que soit le nombre des passages ultérieurs. A partir de ce moment, la rage est dite *acclimatée* sur le Lapin, c'est-à-dire que sa virulence y est devenue maximum et constante. On verra plus loin quel intérêt offre cet important résultat expérimental, dans le choix de la matière première qui doit servir à la préparation du vaccin antirabique.

L'exaltation de la virulence ne se traduit pas seulement par un raccourcissement de la période d'incubation, mais encore par ce fait que la rage acclimatée sur le Lapin, dite *rage de sept jours*, transportée sur le Chien, lui donne sûrement la maladie ; tandis que les inoculations sous-cutanées de la rage des rues restent souvent sans effet sur le Chien. La réceptivité de l'Homme pour la rage des rues est heureusement moindre encore que celle du Chien, puisque, selon les statistiques de quelques grandes villes, 16 personnes seulement, sur 100 mordues, contractent la maladie.

2° *Organismes déprimants.* — A l'inverse du Lapin, le Singe déprime le virus rabique.

La rage des rues fait périr le Singe après une période d'incubation de

onze jours. Si le virus du Singe est ensuite inoculé, toujours par injection intracranienne, à un autre individu de la même espèce, puis, de la même manière, à un troisième Singe, etc., on constate que, dès le troisième ou le quatrième passage, la période d'incubation s'élève à plus de trois semaines, ce qui atteste une diminution de virulence.

En outre, le virus ainsi déprimé ne donne plus la rage au Chien par inoculation sous-cutanée, et rarement par injection intracranienne.

Le virus du sixième Singe, inoculé au Lapin, agit seulement après une période d'incubation de trente jours, au lieu de quinze, comme la rage du Chien ; mais s'il passe ensuite de Lapin à Lapin, la virulence se relève graduellement, jusqu'à atteindre de nouveau la valeur maximum, caractérisée, comme l'on sait, par la durée minimum d'incubation (sept jours).

Atténuation du virus rabique : vaccination antirabique. — Deux méthodes ont été employées par Pasteur pour la préparation du vaccin antirabique ; mais la seconde, plus simple et plus pratique, est seule mise en usage pour conférer à l'Homme l'immunité contre la maladie. Dans l'une des deux méthodes, comme dans l'autre, ce n'est pas une culture pure du Microcoque rabique que l'on atténue ; ce sont les tissus mêmes dans lesquels il végète, savoir, la *moelle allongée* et la *moelle épinière*.

a) Préparation du vaccin antirabique par le passage du virus dans un organisme approprié. — On vient de voir que l'organisme du Singe déprime le virus rabique, qui passe d'individu à individu, au point que ce virus devient inoffensif pour le Chien après cinq ou six passages.

Or, une moelle de Singe très atténuée, presque inerte, modifie l'organisme à qui elle est inoculée, de telle manière qu'elle le préserve des effets d'une moelle un peu plus active ; celle-ci à son tour, inoculée par exemple le jour suivant, le prémunit contre la virulence d'une moelle plus énergique encore, etc., si bien que, par une série graduée d'inoculations, cet organisme se trouve finalement rendu réfractaire à la maladie : il est alors *vacciné*.

L'expérience a démontré la réalité de cette vaccination. Par exemple, 38 chiens, répartis en deux groupes, ont été soumis, dans chaque groupe, les uns à des inoculations sous-cutanées de moelle fraîche d'un Chien mort de la rage, d'autres directement livrés aux morsures de Chiens enragés ; mais les 19 Chiens de l'un des groupes avaient préalablement reçu les inoculations préventives, pratiquées quotidiennement, d'une série de moelles atténuées de Singe, la première de ces moelles (celle du sixième Singe) étant assez faible pour n'agir sur le Lapin qu'après une période d'incubation de trente jours, et se montrant tout à fait inoffensive pour le Chien.

Or, les 19 Chiens ainsi traités ont tous résisté à l'inoculation ultérieure du virus rabique normal : ils étaient vaccinés. Quant aux 19 Chiens témoins, 14 succombèrent, et seuls les 5 autres, doués d'une plus grande force de résistance, ou, si l'on veut, d'immunité naturelle, sortirent indemnes de l'épreuve. Ce dernier résultat n'a rien de surprenant, si l'on songe que le quart au moins des Chiens, mordus par d'autres Chiens enragés, ne sont pas non plus atteints du mal.

b) Préparation du vaccin antirabique par la dessiccation de la moelle. — Extraites des animaux qui ont succombé à la rage, les moelles con-

servent leur virulence jusqu'au moment où la putréfaction s'en empare ; si l'on évite leur décomposition, elles peuvent *rester longtemps actives, à condition de ne pas se dessécher*. Une moelle entièrement et graduellement desséchée perd toute activité.

Pour se rendre compte de la diminution de virulence qu'entraîne la dessiccation, on délaie une tranche mince d'une moelle rabique, plus ou moins desséchée, dans un peu de bouillon stérilisé, et on inocule le mélange au Lapin, par injection intracrânienne. Or, on remarque que la moelle acclimatée du Lapin, desséchée seulement pendant trois ou quatre jours, donne la rage après une période d'incubation de huit jours, au lieu de sept jours seulement, comme la moelle intacte de virulence maximum ; après six jours de dessiccation, la période d'incubation s'élève à quatorze jours ; enfin après sept jours ou plus, la moelle rabique ne donne plus la maladie.

Lorsqu'on procède à la dessiccation des moelles en vue de la vaccination de l'Homme, il importe au plus haut point que la moelle rabique fraîche, prise comme point de départ, soit de virulence déterminée et fixe, sinon les degrés d'atténuation de ces mêmes moelles desséchées seraient eux-mêmes variables, ce qui exposerait l'opérateur aux plus graves conséquences ; car une moelle, supposée presque inerte, pourrait recéler encore assez de virulence pour communiquer la rage, au lieu de conférer l'immunité. Cette virulence originelle fixe est précisément celle de la *rage acclimatée sur le Lapin* : on a vu qu'après 25 passages de Lapin à Lapin, la rage des rues fait périr ce dernier après une période d'incubation rigoureusement fixe de sept jours.

Dès lors, on opère de la manière suivante. On inocule la rage acclimatée, chaque jour, et cela pendant une semaine, à un Lapin : le premier individu inoculé meurt le huitième jour ; le second, le neuvième jour, et ainsi de suite jusqu'au septième Lapin, qui succombe le quatorzième jour. Dès après la mort, la moelle (moelle allongée et moelle épinière) est soigneusement extraite du corps et divisée, au moyen d'instruments flambés, en tronçons d'environ deux centimètres de longueur, que l'on suspend par un fil dans des poudriers stérilisés ; le fond de ces poudriers est garni de fragments desséchants de potasse, et leur paroi latérale porte une tubulure, bouchée d'un tampon d'ouate, qui assure la communication avec l'air ambiant, tout en interdisant l'accès des poussières extérieures.

Ces récipients ainsi chargés sont au fur et à mesure déposés, par ordre d'ancienneté, dans un endroit obscur, à la température de 20°, qu'il est indispensable de maintenir fixe ; car, déjà à 21°, l'atténuation des moelles est sensiblement plus prompte.

Au bout de sept jours, on disposera, par ce moyen, d'une série de moelles d'activité régulièrement croissante, à partir de la première. La première moelle, datant de sept jours, constitue un vaccin très faible ; la seconde, vieille de six jours, est déjà un vaccin un peu plus actif, etc. Et cette série graduée de vaccins est telle que chaque terme vaccine l'organisme contre le terme moins ancien, et par suite plus actif, qui lui fait suite.

Au delà de sept jours d'ancienneté, les moelles sont au fur et à mesure rejetées, comme inertes, et remplacées à l'autre bout de la série par des moelles virulentes fraîches : ce renouvellement régulier maintient la

série des moelles toujours au même état relatif. Pourtant, pour plus de sécurité dans le traitement, on conserve parfois les moelles desséchées jusqu'au quatorzième jour.

c) *Vaccination préventive des animaux.* — L'expérience montre, on vient de le dire, que la moelle acclimatée du Lapin, desséchée pendant au moins sept jours, préserve l'organisme qui la reçoit contre les effets de celle de six jours, déjà plus active : en un mot, elle le vaccine contre cette dernière. A son tour, la moelle de six jours, inoculée le jour suivant au même individu, le rend réfractaire à celle de cinq, et ainsi de suite, jusqu'à la moelle de deux jours, qui confère l'immunité totale, c'est-à-dire permet à l'animal de recevoir sans inconvénient la moelle fraîche tout à fait virulente, laquelle, directement inoculée, lui donnerait sûrement la maladie.

L'expérience a été pratiquée d'abord sur une série de Chiens, et elle a toujours conféré à ces animaux une solide immunité ; car, plusieurs années après, ils ont encore résisté à des inoculations sous-cutanées de fortes doses de virus rabique frais, prélevé sur le bulbe de Chiens morts enragés, ou encore à des morsures directes.

d) *Vaccination de l'Homme après morsures.* — Jusqu'ici il n'a été question que de la vaccination antirabique pratiquée en vue de prévenir l'action d'une morsure possible, en un mot de la *vaccination préventive*, et elle a été exclusivement appliquée aux animaux.

Lorsqu'il s'est agi d'étendre à l'Homme le bienfait de ces résultats d'expérience, l'important était évidemment de préserver de la maladie l'Homme déjà mordu par un Chien ou un Loup enragé, et non pas seulement l'Homme susceptible d'être mordu ; car, avec une réglementation sanitaire stricte, imposant la muselière aux Chiens en été, les morsures ne doivent se produire que dans des cas tout à fait exceptionnels, et, dès lors, la vaccination préventive n'a pas de raison d'être.

Or, si l'on se rappelle, d'une part, que la période d'incubation de la rage varie, chez l'Homme, de vingt-cinq à soixante jours ; d'autre part, que la série entière des vaccins peut être conférée en sept jours, — en quatorze jours au plus, si l'on veut, pour plus de précaution, ne commencer les inoculations qu'avec des moelles tout à fait inoffensives, — on voit que, pour peu que les inoculations ne soient pas pratiquées après le quinzième jour qui suit celui de la morsure, on aura toute chance d'assurer au virus atténué, c'est-à-dire au vaccin, la prise de possession des centres nerveux, avant l'arrivée des Microcoques rabiques actifs, qui suivent la voie plus lente des nerfs, et l'on pourra ainsi enrayer les effets de la morsure. C'est ce qu'a prouvé effectivement l'injection sous-cutanée quotidienne de moelles de moins en moins desséchées, à des Chiens, préalablement inoculés avec le virus rabique actif, ou qui ont été directement soumis aux morsures de Chiens enragés.

La première tentative de vaccination antirabique humaine a été pratiquée par Pasteur, en 1885, sur un enfant de neuf ans, mordu par un Chien en proie à un accès de rage furieuse. Les plaies, anciennes déjà de plusieurs jours, que cet enfant portait à la jambe, offraient un tel caractère de gravité, que les médecins, requis pour l'examen du malade, le considérèrent comme perdu. C'est cette circonstance qui a permis d'établir le trait d'union entre la vaccination animale et la vaccination

humaine, et d'étendre à l'Homme le bénéfice de l'application d'une méthode prophylactique, dont la valeur était attestée par la constance de ses effets sur le Chien.

L'enfant fut soumis quotidiennement, pendant quinze jours, à des inoculations de petites tranches, d'environ un millimètre d'épaisseur, de moelles atténuées de Lapin, préalablement broyées dans un peu d'eau stérilisée (1 gramme). Ces inoculations, pratiquées sur les côtés du ventre, aux hypocondres, furent faites, le premier jour avec une moelle desséchée, vieille de quinze jours et par suite inoffensive, le second jour avec une moelle ancienne de quatorze jours, etc. ; enfin, le quinzième jour avec une moelle très virulente. Le malade est sorti sain et sauf de l'épreuve, et il n'a rien ressenti depuis.

La seconde vaccination antirabique a été faite, avec succès également, sur un jeune berger, mordu déjà depuis vingt-six jours.

Lorsque les morsures, et spécialement celles du Loup, qui sont toujours plus dangereuses, siègent à la tête ou au cou, il convient d'appliquer un *traitement intensif*, c'est-à-dire de rapprocher les inoculations, de manière à les pratiquer toutes dans un laps de temps de deux ou trois jours seulement, et même de les renouveler une ou deux fois, tout au moins les inoculations qui correspondent aux moelles d'ancienneté moyenne de six à trois jours.

Dès le moment où se fut répandu le succès de ces premières tentatives sur l'Homme, le nombre des vaccinations antirabiques a rapidement augmenté, tant à l'étranger qu'en France ; il s'élève maintenant à plusieurs milliers tous les ans.

Si le traitement n'est pas absolument exempt de surprises, comme il a déjà été dit à propos du charbon (p. 1238), du moins peut-on affirmer qu'il a préservé d'une mort certaine des milliers d'êtres humains. Et en effet, avant l'institution du traitement, sur 100 personnes mordues, environ 16 succombaient à la terrible maladie. Au contraire, parmi les sujets mordus, qui ont été soumis à la vaccination pastorienne, la mortalité n'atteint même pas 1 p. 100, chiffre assurément trop grand encore, mais qu'il est difficile d'annuler, à cause, notamment, de l'impossibilité où l'on se trouve de discerner ceux des sujets doués d'une si faible résistance organique que même les vaccins antirabiques anodins sont encore trop actifs pour eux.

3. — Diphtérie. — La diphtérie, qui fait périr chaque année tant d'enfants, et qui se transmet trop fréquemment aux adultes, a son siège dans la partie initiale des voies respiratoires.

Il se produit là, soit dans le pharynx, soit, cas beaucoup plus grave, dans le larynx, des *fausses membranes* ou *couennes*, qui ne sont pas autre chose que des colonies du *Bacille diphtérique*, disséminées dans un substratum gélatineux, exsudé de la muqueuse enflammée et excoriée. De là la distinction de la *diphtérie pharyngienne*, dite encore *angine simple* ou *angine couenneuse*, et de la *diphtérie laryngienne* ou *croup*.

La maladie reste d'abord localisée, pendant un ou deux jours, dans ces régions ; après quoi, les toxines, sécrétées par les Bacilles, dont la multiplication est très rapide, se répandent dans le sang, et occasionnent, par voie nerveuse réflexe, des troubles paralytiques, notamment un ralentissement ou même la cessation complète des mouvements res-

piratoires, et par suite l'asphyxie. Dans le cas du croup, l'empoisonnement du corps est assez rapide pour que la mort survienne en quelques jours.

Culture du Bacille : preuve de sa nature diphtérique. — Le Bacille diphtérique se cultive dans le bouillon stérilisé, à la température de 37°, dans un courant d'air humide. A cet effet, on dépose sur le bouillon de petites parcelles de fausses membranes laryngiennes virulentes.

Au bout d'environ un mois, ces cultures sont assez actives, par suite de l'excrétion de toxine par le Bacille, pour qu'un dixième de centimètre cube de la liqueur tue un Cobaye d'une livre en quarante-huit heures, en provoquant d'ailleurs, au cours de l'empoisonnement, des accidents paralytiques semblables à ceux de la diphtérie humaine.

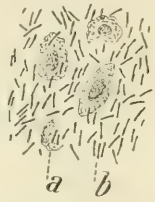


Fig. 1677. — *b*, Bacille diphtérique *a*, cellules épithéliales, entières ou altérées, de la muqueuse pharyngienne (gr. : 800)

Le Bacille en question (fig. 1677) est donc bien la cause de la diphtérie, et non une conséquence de cette maladie ou, comme l'on dit, un épiphénomène. On lui donne parfois le nom de Bacille de Lœffler, du nom du bactériologiste qui l'a découvert et qui, le premier, l'a cultivé.

Vaccination antidiphtérique : sérothérapie. — La vaccination antidiphtérique, définitivement réalisée en 1894 par les travaux de Behring et Roux, est fondée sur une tout autre méthode que la prophylaxie du charbon et de la rage, savoir, la *sérothérapie*.

1° *De la sérothérapie en général.* — Cette méthode repose sur ce fait qu'une série graduée d'inoculations d'une toxine bactérienne, pratiquées avec ménagement sur des animaux convenablement choisis, provoque l'apparition dans le sang, par suite de la réaction opposée par les tissus à l'action irritante de la toxine, d'un produit soluble, à la vérité non encore isolé, dit *antitoxine*, qui paraît neutraliser, et au delà, l'effet nuisible de la toxine, si bien que le sérum sanguin, ainsi pourvu du contre-poison, offre le pouvoir de conférer à d'autres animaux l'immunité contre cette même maladie, en un mot de les vacciner.

On ignore encore si l'antitoxine est sécrétée par tous les éléments cellulaires de l'organisme infecté, ce qui paraît probable, ou seulement par certains d'entre eux, comme les globules blancs, déjà doués, dans certains cas, de phagocytose. Par exemple, en inoculant au Chien une culture pure du Staphylocoque pyoseptique, virus auquel il est réfractaire, mais qui sévit énergiquement sur le Lapin, le sang du Chien devient un véritable vaccin pour le Lapin ; car le Lapin, après en avoir été inoculé, résiste à la septicémie, lorsqu'on vient à lui injecter une culture pure du virus, qui, directement, serait mortelle.

Donc, au lieu d'inoculer directement, à chaque individu à vacciner, des doses graduées de toxine, comme dans le cas de la rage et du charbon, on a recours ici à un contre-poison, l'antitoxine ; mais cette antitoxine ne prend naissance, dans le sang de l'organisme convenablement choisi, qu'au cours de son immunisation par les toxines. C'est donc en définitive le *sérum* de l'animal, immunisé par accoutumance au poison, qui cons-

titue le vaccin : de là le nom de *sérothérapie*, donné à cette nouvelle méthode prophylactique.

La sérothérapie ne s'applique pas seulement à la diphtérie, mais encore au tétanos, au venin de Serpents, etc., du moins en ce qui concerne la production d'antitoxine ; car, en habituant progressivement un animal (Cobaye,...) à la toxine du tétanos ou au venin des Serpents, par des injections de doses d'abord très faibles du poison, puis progressivement croissantes, on arrive à l'immuniser complètement contre les effets directs d'une dose toxique de ce dernier.

2° *Préparation du vaccin antidiphtérique.* — La préparation du *sérum antidiphtérique* comporte les opérations suivantes.

a) En premier lieu, il faut obtenir une liqueur suffisamment chargée de poison ou *toxine diphtérique.*

A cet effet, on cultive le Bacille, dans les conditions précédemment indiquées, pendant un mois, et l'on filtre la culture sur porcelaine pour en éliminer les Bacilles et n'avoir plus que la dissolution de toxine. La toxicité de la liqueur claire ainsi obtenue se mesure à son action sur les Cobayes : un dixième de centimètre cube de la culture doit faire périr un Cobaye d'une livre en quarante-huit heures.

On l'additionne ensuite d'une petite quantité d'iode ou de trichlorure d'iode, qui modère son action, et on la conserve à l'obscurité.

b) *Immunisation du Cheval.* — On procède en second lieu à l'*immunisation du Cheval,* opération qui s'effectue par l'injection sous-cutanée de doses croissantes de la dissolution de toxine.

Deux ou trois semaines sont nécessaires pour que l'antitoxine, sécrétée au fur et à mesure par l'organisme du Cheval, soit assez abondante pour exercer sur l'Homme son effet vaccinant.

L'immunisation n'étant pas indéfinie, il est nécessaire, de temps à autre, d'entretenir l'animal par de nouvelles inoculations de toxine. Mais, au lieu de les pratiquer dans la peau à dose faible et répétée, on peut injecter d'un seul coup dans la veine jugulaire une dose forte, par exemple deux cents centimètres cubes.

On a choisi de préférence le Cheval, parce qu'il supporte bien la toxine diphtérique, et que la coagulation lente de son sang donne un sérum parfaitement clair ; de plus, son immunité et par suite son aptitude à vacciner durent longtemps ; enfin, bien nourri, un Cheval est capable de fournir périodiquement d'assez grandes quantités de sang.

c) *Préparation du sérum.* — Le Cheval étant complètement immunisé, il n'y a plus qu'à lui emprunter, toutes les trois semaines environ, une partie de son sang, un litre, par exemple, qu'il régénère ensuite à la faveur de l'alimentation très substantielle qui lui est donnée. A cet effet, on procède à une ponction, en plongeant directement un trocart dans la veine jugulaire.

Parmi les Chevaux, au nombre de plus de cinquante, actuellement en service à Villeneuve-l'Étang, succursale de l'Institut Pasteur de Paris, un certain nombre ont déjà fourni de la sorte plusieurs centaines de litres de sang, tout en restant vigoureux.

Le sang est recueilli, avec les précautions voulues, dans des conserves de verre spéciales (fig. 1659), parfaitement stérilisées, où s'opère ensuite la coagulation. Cette transformation s'opérant très lentement dans le

sang du Cheval, les globules peuvent gagner le fond avant que le coagulum de fibrine ne soit constitué ; ce dernier monte alors à la surface, où il s'amasse en une couenne grise. On obtient de la sorte un sérum antitoxique très clair.

Il ne reste plus qu'à le transvaser dans des flacons stérilisés, fermés ensuite par un bouchon de caoutchouc, et placés à l'obscurité.

Tel est le *vaccin antidiphtérique* : l'expérience montre qu'il conserve pendant très longtemps son action curative.

d Emploi du vaccin. — Dès que la diphtérie s'est déclarée, et au plus tard après le second jour dans le cas du croup, on procède à une première inoculation de 20 centimètres cubes de sérum antitoxique dans la peau du ventre, au moyen d'une seringue épidermique : une petite boule se forme au point inoculé, puis se résorbe peu à peu. Déjà, le lendemain, l'amélioration, due à l'antitoxine, se manifeste par une défervescence brusque de la température, qui bientôt redevient normale : les fausses membranes se détachent et sont expectorées au bout du deuxième ou du troisième jour, et la respiration, jusqu'alors profondément troublée, reprend son rythme régulier.

Si la première injection ne suffit pas à amener la guérison, ce dont témoigne notamment la permanence de la température de fièvre, on poursuit le traitement par une deuxième et même par une troisième inoculation de 20 centimètres cubes de sérum.

Dans les cas de croup particulièrement graves, l'insuccès vient fréquemment de ce que la diphtérie se trouve compliquée d'autres affections bactériennes, contre lesquelles le sérum antitoxique n'est malheureusement d'aucune efficacité.

Le traitement antidiphtérique est appliqué à Paris depuis 1894. Jusqu'alors, la mortalité s'élevait à plus de la moitié des enfants atteints de la maladie. Or, elle a diminué de plus de 50 p. 100 dans les services d'hôpitaux où se pratique la vaccination, et il y a tout lieu de croire que, pour les cas de diphtérie non compliqués d'autres maladies, les insuccès ne constitueront plus à l'avenir qu'une infime exception, à condition toutefois que le traitement soit appliqué à temps.

DIXIÈME PARTIE

LES FERMENTATIONS

Définition : fermentations bactériennes et fongiques. — Les phénomènes fondamentaux de la nutrition (assimilation protoplasmique, respiration....) sont les mêmes chez tous les êtres vivants (p. 36, 473 et 1292).

Toutefois, dans des conditions déterminées de milieu, divers Thallophytes se font remarquer par le pouvoir de transformer rapidement certains principes alimentaires en produits constants, toujours les mêmes pour chaque espèce, et qui s'accumulent, comme autant d'excrétions, dans le milieu où végètent ces organismes.

Or, c'est à ces transformations rapides de substances, corrélatives de l'apparition de produits déterminés, qu'on donne le nom de *fermentations*, et, par analogie, on nomme *ferments* les organismes mêmes qui accomplissent ces transformations.

Les ferments les plus importants appartiennent aux Bactériacées (*ferments bactériens*) et aux Champignons ascomycètes (*ferments fongiques :* Levures).

Ils sont tous dépourvus de chlorophylle.

Ferments facultatifs ; ferments absolus. — Le caractère ferment est loin d'être absolu : *une même plante peut, en effet, être ou non ferment, selon la composition du milieu dans lequel elle est appelée à se développer.*

Ainsi, la Levure de bière (fig. 1693), semée dans une solution nutritive sucrée de grande surface et de faible épaisseur, dans laquelle l'air se renouvelle librement, consomme purement et simplement le sucre, en le transformant en définitive en anhydride carbonique et eau, conformément à la règle générale. Sa *nutrition* est alors *normale*.

Au contraire, dans cette même dissolution en couche épaisse, où l'air se raréfie par le séjour de la plante, et même vient à manquer, par exemple au fond d'un ballon entièrement rempli de la solution nutritive, la Levure, au lieu de se borner à brûler tout le carbone du sucre à l'état d'anhydride carbonique, donne lieu en outre à divers produits nouveaux, incomplètement oxydés, parmi lesquels prédomine l'alcool éthylique ou esprit-de-vin. Dans ces conditions d'asphyxie, elle est devenue *ferment alcoolique*.

La Levure est donc un *ferment facultatif*.

On a déjà vu (p. 635) que, d'une manière générale, toute cellule végétale vivante, pourvue de sucre (parenchyme de Betterave, racines de Pommier, fruits charnus) est capable, comme la Levure, de faire fermenter alcooliquement cet hydrate de carbone, lorsqu'elle vient à être privée d'oxygène libre. Mais il y a, sous ce rapport, entre ces diverses plantes, cette différence, il est vrai purement quantitative, que l'état de ferment est l'état habituel de la Levure et que son pouvoir fermentaire est considérable ; tandis que, chez les plantes ordinaires, ce même mode d'action est exceptionnel, pathologique, et la fermentation y est toujours lente et de courte durée. C'est donc la *grande puissance de décomposition*, qui caractérise plus spécialement un organisme comme ferment.

Tandis que certains ferments peuvent, comme il vient d'être dit, se comporter alternativement comme tels, ou vivre de la vie normale, d'autres, au contraire, comme la *Bactérie nitrique* (p. 1271), ne sont encore connus que comme ferments ; ce sont, si l'on veut, des *ferments absolus*.

Aliment des ferments : matières fermentescibles. — Rappelons ici que l'aliment des ferments est celui des plantes sans chlorophylle en général (*carbone organique* et *sels minéraux*, p. 481). Mais, pour se manifester, la fermentation exige, dans chaque cas, la présence d'une substance spéciale, ordinairement organique, dite *substance fermentescible*, qui est la matière première essentielle des produits typiques de la fermentation.

Pour les Levures, par exemple, la substance fermentescible est exclusivement un sucre ; pour la Bactérie nitrique, exclusivement un nitrite ; etc.

CHAPITRE PREMIER

FERMENTATIONS BACTÉRIENNES

Bornons-nous ici à caractériser les fermentations les plus importantes par les produits auxquels elles donnent lieu.

Ce sont : les *fermentations lactique, butyrique, sulfhydrique, ammoniacale, nitreuse, nitrique* et *acétique*.

On a déjà vu plus haut (p. 1209) que, d'après le mécanisme par lequel s'opère la transformation, les fermentations peuvent être réparties en quatre catégories :

1° Les *fermentations par dédoublement*, dont la fermentation lactique est le type ;

2° Les *fermentations par réduction*, comme les fermentations butyrique et sulfhydrique ;

3° Les *fermentations par hydratation*, comme la fermentation ammoniacale, qui s'effectuent par l'intermédiaire de diastases ;

4° Enfin les *fermentations par oxydation*, comme les fermentations acétique, nitreuse et nitrique.

1° Fermentation lactique. — *a) Nature et condition du phénomène.* — Cette fermentation s'effectue naturellement dans le lait abandonné à lui-même, sous l'action d'une Bactérie très commune, la *Bactérie lactique* (fig. 1678), et elle consiste dans la *transformation du lactose* ou *sucre de lait* ($C^{12}H^{22}O^{11}$) *en acide lactique* ($C^3H^6O^3$), qui coagule lentement la caséine et l'isole à la longue du sérum limpide : le lait est alors, comme l'on dit, *caillé*.

La même Bactérie végète dans divers sucs végétaux (suc de Betterave, décoction de graines de Haricot), dans la choucroute, etc., qu'il fait pareillement aigrir.

Dans le lait caillé, le lactose est loin d'être transformé entièrement en acide lactique. Cela tient, d'une part, à ce que la Bactérie cesse d'agir, lorsque l'acidité dépasse une

certaine limite, d'autre part à la coagulation de la caséine, qui la prive de son aliment azoté. Ainsi, dans le lait caillé ordinaire, la proportion d'acide lactique ne dépasse guère 1 p. 100 : elle s'élève au contraire à 4 et même à 5 p. 100, si on l'additionne au préalable de suc gastrique, ce dernier peptonisant partiellement la caséine et assurant ainsi une complète alimentation azotée du ferment.

Les cultures de la Bactérie lactique montrent, du reste, que l'aliment azoté le plus assimilable est constitué par les peptones ; de plus, de l'acide lactique peut prendre naissance en la seule présence de ces derniers composés, et non pas exclusivement de la transformation du sucre. L'augmentation de la proportion de sucre dans les cultures n'accélère pas autant la production d'acide lactique que les peptones.

Lorsqu'on veut prolonger la fermentation, il est nécessaire d'additionner le lait de carbonate de calcium, pour neutraliser l'acide lactique, au fur et à mesure qu'il se produit ; de là résulte du lactate de calcium, qui reste en dissolution, et un lent dégagement d'anhydride carbonique, indice de la bonne marche du phénomène. C'est en effet en milieu neutre ou même légèrement alcalin que la Bactérie lactique exerce le plus complètement son action.

b) *Bactérie lactique.* — Dans la masse pâteuse de caséine et de craie, accumulée au fond du récipient, il est difficile d'observer la Bactérie lactique. Parfois cependant, on voit se former à la surface de cette masse une pellicule grisâtre, que l'anhydride carbonique soulève par fragments jusqu'à la surface et qui est précisément une colonie de ces Bactéries.

Pour obtenir ces dernières plus abondamment, on sème une parcelle de la pellicule grise dans de l'eau de Levure, additionnée de sucre (50 grammes par litre) et de quelques grammes de carbonate de calcium. A la température de 30 à 35°, la fermentation s'opère activement, comme en témoigne le dégagement régulier d'anhydride carbonique, dû à l'attaque incessante du calcaire par l'acide lactique engendré ; l'optimum thermique est voisin de 30 degrés. Bientôt la presque totalité du carbonate a disparu, et le dépôt qui s'accumule alors au fond du récipient consiste pour ainsi dire exclusivement en Bactéries lactiques, que l'on pourra dès lors recueillir, colorer et observer au microscope.

La Bactérie lactique (fig. 1678, *a*) mesure de 1 à 2 μ seu-

lement de longueur ; elle est immobile, et tantôt libre, tantôt associée en chapelets (*b*), étranglés au niveau des cloisons. Elle est essentiellement aérobie : aussi suffit-il de verser une couche d'huile sur la masse liquide en fermentation, pour arrêter toute production d'acide lactique.

Fig. 1678.

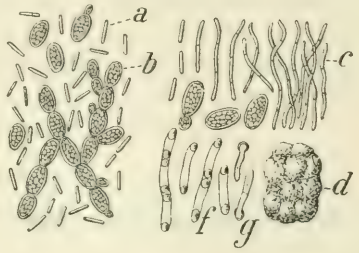


Fig. 1679.

Fig. 1678. — *a*, Bactérie lactique, isolée ou en courtes chaînettes ; *b*, forme filamenteuse ; *c*, individus renfermant des spores aux deux extrémités (gr. : 800).

Fig. 1679. — Ferments du képhir. — *a*, Bacille (*Dispora Caucasica*) ; *b*, Levure ; *c*, forme filamenteuse du Bacille ; *d*, amas gélatineux des deux ferments ; *f*, formation des spores (2 par cellule) ; *g*, germination (Kern).

A la longue, la Bactérie engendre une ou deux spores (fig. 1678, *c* et 1679, *f*) ; dans ce dernier cas, elles sont placées aux extrémités de la cellule.

c) *Aliment.* — L'aliment essentiel du ferment lactique consiste, d'une part, en un sucre (lactose, saccharose, maltose, glucose), d'autre part, en une manière azotée (caséine, peptone, tartrate d'ammonium). Mais, tandis que la matière azotée n'intervient qu'en petite quantité pour assurer la croissance et la multiplication des Bactéries, le sucre, au contraire, est décomposé en proportion considérable, et, sans lui, il n'y a aucune production, tout au moins aucune production importante, d'acide lactique ; le sucre représente, en un mot, la matière fermentescible.

Mise en marche. — Pour mettre en marche pratiquement une fermentation lactique, on fait un mélange de sucre (100 gr.), de caséine ou vieux fromage (10 gr.), qui fournit le ferment et en même temps sert d'aliment azoté, et on l'additionne de carbonate de calcium (craie) en excès. On délaye le tout dans un litre d'eau et on abandonne le mélange à l'air à la température de 35°, en large surface, en remuant de temps à autre la masse pour assurer l'oxygénation de la Bactérie.

Au bout d'environ dix jours, la fermentation est terminée ; la liqueur filtrée renferme alors du lactate de calcium, que l'on fait cristalliser

par évaporation de la liqueur. Ce sel est ensuite traité par une quantité exacte d'acide sulfurique, ce qui donne un dépôt de sulfate de calcium et une dissolution d'acide lactique. On concentre enfin la liqueur jusqu'à consistance sirupeuse.

d) Interprétation du phénomène. — Quel est maintenant le mécanisme de la production de l'acide lactique ?

Si le sucre employé est le glucose, on peut bien admettre qu'il y a purement et simplement *dédoublement*, selon l'équation :

$$C^6H^{12}O^6 = 2\,C^3H^6O^3.$$

Dans le cas du saccharose, il y aurait, au contraire, vraisemblablement hydratation préalable ; mais comme il ne se produit pas, effectivement, de glucose libre dans la liqueur, on est conduit à admettre que le glucose, si réellement il s'en produit, fermente au fur et à mesure qu'il prend naissance ; ce qui permettrait d'écrire :

$$C^{12}H^{22}O^{11} + H^2O = 2\,C^6H^{12}O^6 = 4\,C^3H^6O^3.$$

Mais remarquons que la *mannite* ($C^6H^{14}O^6$) éprouve, comme les sucres, la fermentation lactique, et, dans ce cas, la transformation qui aboutit à l'acide lactique est nécessairement plus complexe. Or, il n'est pas probable qu'un seul et même phénomène, effectué par le même organisme, admette pour ainsi dire autant de mécanismes que de matières fermentescibles. Du reste, outre l'acide lactique, il se produit encore une petite proportion d'acide acétique et formique, dont il y a lieu de tenir compte dans l'interprétation.

Il paraît plus naturel d'admettre que ces diverses substances sont préalablement incorporées au protoplasme, solidairement avec les autres aliments, et que l'acide lactique résulte ultérieurement d'une sorte de sécrétion, c'est-à-dire d'un dédoublement des principes albuminoïdes, nés de cette assimilation, à la manière des pigments chez les Bactériacées chromogènes.

Les formules précédentes n'ont donc qu'un intérêt purement pratique, en ce sens qu'elles permettent simplement de déterminer approximativement la quantité d'acide lactique que peut fournir un poids donné de sucre.

Ajoutons qu'il n'a pas encore été possible d'extraire des milieux en voie de fermentation lactique aucun principe

diastasique, capable de transformer directement le sucre en acide lactique, sans la présence de la Bactérie.

Stérilisation du lait. — La Bactérie lactique étant très répandue dans toutes les laiteries et existant toujours, notamment, sur le pis de la Vache, on comprend la rapidité avec laquelle le lait se coagule en été, étant donné surtout que l'activité de la fermentation augmente jusqu'à environ 30°.

On tue les Bactéries actives en chauffant le lait frais à environ 60-70°, pendant quelques minutes seulement, ce qui assure sa conservation pendant plusieurs jours, même en été, sans rien lui enlever de ses qualités naturelles : c'est là ce que l'on nomme la *pasteurisation* du lait.

La *stérilisation complète* est obtenue par le séjour du lait, préalablement introduit en flacons clos, au bain marie, à la température de 80° pendant une heure, ou encore à l'autoclave (fig. 1641), à la température de 110° pendant une demi-heure. Toutefois, le lait ne reste normal que dans le premier de ces traitements ; dans le second, il éprouve une transformation, peu profonde à la vérité, mais que révèle pourtant la manière dont il se coagule : le caillot, en effet, au lieu de rester gélatineux et homogène, offre un aspect grumeleux.

La conservation du lait, destiné à être exporté, est encore réalisée dans certains pays du Nord par la *congélation* (Suède).

Koumiss et kéfir. — On a vu précédemment que la Bactérie lactique coexiste avec des Levures (fig. 1679, *a*, *b*) dans le koumiss et le kéfir (p. 712), et c'est à cette symbiose de ferments que ces boissons doivent d'être à la fois alcooliques et acidules.

2° Fermentation butyrique. — La fermentation butyrique est l'œuvre du Bacille amylobacter (fig. 1680), espèce anaérobie extrêmement répandue dans la nature, où elle est l'agent ordinaire de la *décomposition des matières ternaires* des tissus végétaux, notamment de certaines variétés de cellulose (parenchymes mous), des principes pectiques des membranes, des sucres, de l'inuline, etc.

Le Bacille amylobacter attaque aussi très facilement l'acide lactique.

Pendant la décomposition de toutes ces substances, il se dégage un mélange d'*anhydride carbonique* et d'*hydrogène* ; d'autre part, de l'acide butyrique s'accumule dans la masse. Il y a, comme l'on dit, *fermentation butyrique*.

Caractères et mode d'action du Bacille amylobacter. — 1° Le Bacille amylobacter se développe très bien sur des tranches de Pomme de terre, abandonnées à elles-mêmes sous cloche dans un peu d'eau, surtout à la température de 25 ou 30 degrés, ou encore dans des graines de Haricot submergées.

Il est ovoïde ou cylindrique à l'état végétatif (fig. 1633, *a*), mais renflé au milieu ou à l'une de ses extrémités au moment de la formation des spores (*g*), et en outre doué d'une grande mobilité : sa longueur varie de 3 à 10 μ. L'iode le colore plus ou moins complètement en bleu, à cause de l'*amyloïde* qui imprègne son protoplasme et qu'il tient en réserve, en vue de la sporulation (p. 1109).

Le Bacille amylobacter est une espèce essentiellement *anaérobie;* l'oxygène libre le tue rapidement, à moins qu'il ne soit à l'état de spores. Pour constater l'action paralysante exercée

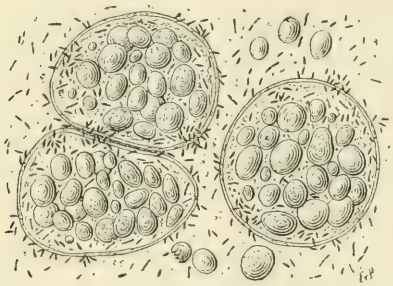


Fig. 1680.

Fig. 1681.

Fig. 1680. — Parenchyme du tubercule de Pomme de terre, dissocié par le Bacille amylobacter. — Les grains d'amidon ne sont pas encore attaqués, non plus d'ailleurs que les membranes cellulosiques ; les Bacilles sont réunis çà et là en petits amas (gr. : 500).

Fig. 1681. — Parcelle d'un cotylédon de Haricot, putréfié dans l'eau, au bout d'un mois. — *a*, cellules de parenchyme dissociées ; *b*, grains d'amidon ; *c*, Bacille amylobacter; *d*, grain d'amidon fragmenté par corrosion (gr. : 500)

sur cette espèce par l'oxygène atmosphérique, il suffit d'observer. au microscope, une goutte du liquide où végète cet organisme, recouverte d'une lamelle de verre : ceux des Bacilles qui occupent le bord de la lamelle, et qui là se trouvent librement au contact de l'oxygène, ne tardent pas à être frappés de paralysie, tandis que ceux qui occupent la région centrale s'agitent encore pendant quelque temps ; mais ces derniers cessent à leur tour leurs mouvements, lorsque l'oxygène atmosphérique vient à se diffuser jusqu'à eux.

Quand la matière fermentescible est soluble dans l'eau (sucre, acide lactique), elle subit directement la transformation butyrique, précédemment définie ; quand elle est insoluble (principes pectiques, cellulose), le Bacille la liquéfie

au préalable, sans doute grâce à l'excrétion d'un principe diastasique.

C'est ainsi que dans les graines de Haricot, dans le tubercule de la Pomme de terre, etc., les principes pectiques de la lame moyenne des membranes sont d'abord attaqués, ce qui dissocie les éléments cellulaires des parenchymes (fig. 1680 et 1681) : aussi, la simple pression du doigt suffit-elle, au bout de quelques semaines de fermentation, à réduire ces

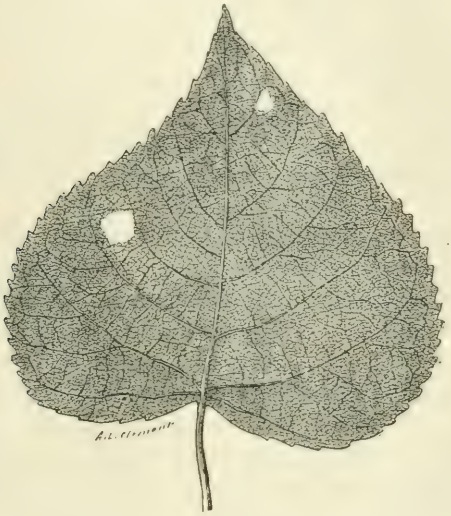


Fig. 1682. — Feuille de Peuplier de Virginie, réduite à son réseau de nervures par le Bacille amylobacter, et entièrement détruite en deux points.

tissus, primitivement fermes, en une pâte grumeleuse. Le ferment liquéfie ensuite la paroi cellulosique des éléments ainsi isolés, et de la sorte pénètre dans la cavité cellulaire ; l'amidon n'y est d'ordinaire que peu attaqué.

Le Bacille amylobacter n'a aucune action sur les membranes lignifiées (vaisseaux et fibres ligneuses) ou subérifiées (liège), non plus que sur certaines variétés de cellulose (fibres du Lin, du Chanvre). Cette dernière particularité fait du Bacille amylobacter l'agent du *rouissage* (p. 212), les fibres textiles se trouvant isolées, au cours de leur macération dans l'eau, par la destruction des parenchymes interposés.

C'est encore ce même Bacille qui réduit le limbe des feuilles mortes (Peuplier,...) à leur réseau de nervures (fig. 1682),

en consommant d'abord le parenchyme mou qui en occupe les mailles.

2° Le Bacille amylobacter ne se rencontre pas seulement dans les tissus végétaux, en voie de décomposition et de dissociation.

Il existe toujours dans les milieux où s'effectue la fermentation lactique, et même il se substitue très facilement à la Bactérie lactique, dès que l'oxygène vient à manquer à cette dernière, c'est-à-dire lorsqu'on cesse d'agiter la masse en fermentation : dans ce cas, le lactate de calcium éprouve la fermentation butyrique, en donnant lieu à du butyrate. Mais il suffit d'agiter de nouveau la liqueur et d'entretenir ensuite l'aération, pour étouffer le Bacille amylobacter, qui passe à l'état de spores, et permettre du même coup au Bacille lactique de reprendre son développement et son action.

3° Fermentation ammoniacale. — Cette fermentation, l'une des plus générales dans la nature, consiste dans la production de composés ammoniacaux, aux dépens des matières azotées organiques les plus diverses (albumine, gluten, urée et autres amides, etc.).

Les organismes qui effectuent cette minéralisation (Bactéries, Bacilles, Microcoques) pullulent dans la terre arable et jouent dans l'économie générale de la nature un rôle de première importance. Sans eux, en effet, les plantes ordinaires, pourvues de chlorophylle, ne sauraient végéter ; car elles n'absorbent l'aliment azoté terrestre que sous forme de sels ammoniacaux, ou encore sous forme de nitrates, issus de l'oxydation de ces derniers par d'autres microorganismes.

Les ferments ammoniacaux et nitriques apparaissent ainsi comme les préparateurs de l'aliment azoté des plantes supérieures, en particulier des plantes de culture (p. 493).

Microcoque de l'urine. — Une des fermentations ammoniacales les mieux connues est celle qu'éprouve l'urine abandonnée à elle-même.

Sous l'influence de plusieurs microorganismes, notamment d'un *Microcoque* très petit (fig. 1683), dont les spores se trouvent mêlées aux poussières ambiantes, l'urine de l'Homme, primitivement acide et claire, devient ammoniacale et dès lors se trouble, par suite de la précipitation de phosphates (phosphate ammoniaco-magnésien, etc.) et de matières organiques (urates,...).

Examiné au microscope, le liquide et le précipité donnent à constater l'existence de corpuscules arrondis, de 1 μ (0 mm. 001) à 1,5 de diamètre, isolés ou associés en chapelets : c'est là le Microcoque de l'urine (*Micro-*

coccus urex). En recueillant avec une pipette une petite quantité du dépôt cristallin et en le délayant dans de l'urine fraiche et aérée, les Microcoques qu'il renferme provoquent aussitôt la fermentation, surtout à la température d'environ 30°.

Parmi les principes azotés de l'urine, c'est l'urée, diamide carbonique, qui éprouve le plus facilement la transformation ammoniacale : une simple dissolution d'urée, additionnée d'un bouillon nutritif, tel que le bouillon de Levure, ou simplement de sels minéraux, et ensemencée comme il vient d'être dit, fermente, comme l'urine elle-même.

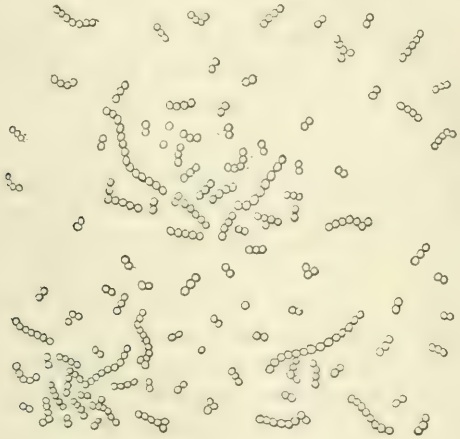


Fig. 1683. — Microcoque de l'urine (ferment ammoniacal). — Les cellules sont isolées ou associées en chapelets (gr. : 1000) (Van Tieghem).

A cet effet, le Microcoque excrète un principe diastasique, l'*urease* qui *hydrate l'urée* et la convertit en *carbonate d'ammonium*.

$$CO(AzH^2)^2 + 2\,H^2O = CO^3(AzH^4)^2.$$

Ce carbonate se dissocie en partie à l'air, en dégageant de l'ammoniaque, et passe ainsi à l'état de bicarbonate ou de sesquicarbonate.

Contrairement à la Bactérie lactique, qui ne supporte que médiocrement l'acide qu'elle élabore, le Microcoque de l'urine peut résister à une dose très forte de carbonate d'ammonium. Ainsi, en ajoutant périodiquement de l'urée à l'urine en voie d'ammonisation, on peut obtenir une liqueur renfermant jusqu'à 13 p. 100 de carbonate, sans que la fermentation soit arrêtée ; on ne connait même pas d'autre exemple de plante, capable de subsister dans un milieu aussi alcalin.

L'*acide hippurique* ($C^9H^9AzO^3$) de l'urine des Herbivores est hydraté comme l'urée par le Microcoque. Les produits de la fermentation sont : l'*acide benzoïque* ($C^7H^6O^2$) et la *glycollamine* ou glycocolle (C^2H^5,AzO^2).

$$C^9H^9AzO^3 + H^2O = C^7H^6O^2 + CO^2H.CH^2(AzH^2).$$

Un point indéterminé est de savoir si le Microcoque se nourrit direc-

tement des matières azotées organiques, mises à sa disposition, l'ammoniaque ne représentant alors qu'une simple excrétion, ou s'il utilise seulement les produits de leur décomposition par l'uréase ; dans ce dernier cas, la diastase aurait sa raison d'être comme substance digestive.

4° **Fermentation putride.** — Les matières animales (viande, sang,...) et végétales (graines,...), abandonnées en masse à elles-mêmes, éprouvent, en même temps que la fermentation ammoniacale, d'autres transformations, caractérisées notamment par le dégagement de *gaz fétides*, riches surtout en *hydrogène sulfuré*, et mêlés aussi de *composés phosphorés ;* il se produit alors dans la masse une élévation notable de température.

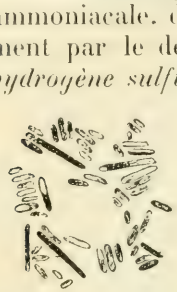


Fig. 1684. — Bacilles observés dans une putréfaction ; les uns sont dissociés et relativement courts ; les autres sont allongés et sur le point de se diviser transversalement (gr. : 1000).

Putréfaction de la viande. — Au début de la fermentation de la viande, tandis que le suc des muscles est encore acide, c'est un mélange d'anhydride carbonique et d'hydrogène, à volumes sensiblement égaux, qui se dégage ; plus tard, vers le huitième jour, de l'azote libre se mêle aux gaz précédents, et les produits proprement putrides commencent à apparaître. L'ammoniaque, à son tour, ne tarde pas à se dégager, libre ou combinée à l'anhydride carbonique, et le milieu devient désormais fortement alcalin ; à partir de ce moment, la proportion d'azote libre diminue.

Dans la masse alcaline ainsi putréfiée, on rencontre les produits caractéristiques de la décomposition des matières albuminoïdes par hydratation (p. 98 et 148), savoir, des amides (tyrosine, leucine, p. 96), des alcaloïdes, des acides organiques, libres ou combinés à l'ammoniaque (acides formique, acétique, butyrique, valérique, lactique). Ce sont là les produits des diverses fermentations qui se succèdent dans la masse en transformation : chaque ferment prépare en quelque sorte la transformation suivante par son action propre sur la composition du milieu, qui devient ainsi favorable à l'activité de l'espèce appelée à lui succéder, tandis que l'espèce précédente disparaît ou passe à l'état de spores.

Les ferments putrides proprement dits sont anaérobies ; ils abondent dans les eaux d'égout (fig. 1684).

5° **Fermentations sulfhydriques.** — Sous ce nom, on comprend deux phénomènes bien distincts :

1° D'une part, la *production d'hydrogène sulfuré, par réduction* de divers composés : c'est la *fermentation sulfhydrique proprement dite ;*

2° D'autre part, la *production de soufre par oxydation de l'hydrogène sulfuré :* c'est ce que l'on peut appeler la *fermentation thiogène.*

Dans le premier cas, l'hydrogène sulfuré est le produit de la fermentation ; il représente au contraire la matière fermentescible dans le second.

Il résulte de là que, pour donner lieu à la seconde fermentation, il suffit de provoquer la première.

a) Production d'hydrogène sulfuré par réduction. — Diverses Bactériacées peuvent engendrer de l'hydrogène sulfuré, par réduction des matières sulfurées les plus diverses.

Ainsi, il suffit d'abandonner du sulfate de calcium (gypse) dans une eau stagnante, pourvue de matières organiques, pour provoquer le phénomène ; de même, le soufre des matières albuminoïdes (blanc d'œuf, gluten....) passe à l'état d'hydrogène sulfuré au cours de la putréfaction. Cette dernière transformation est particulièrement active dans les eaux d'égout, et une espèce réductrice, extraite de ce dernier milieu et ensemencée sur du caoutchouc vulcanisé, a engendré jusqu'à 50 centimètres cubes d'hydrogène sulfuré en quarante-huit heures.

Dans l'intestin, la fermentation sulfhydrique s'accomplit à la fois aux dépens des sulfates, que renferment l'eau et les sucs végétaux, et aux dépens du soufre albuminoïde, principalement celui du blanc d'œuf et du gluten.

b) Production de soufre par oxydation. — L'oxydation de l'hydrogène sulfuré est réalisée par un groupe spécial de Bactériacées, de formes très variables, dites *Sulfobactéries, Thiobactéries,* ou encore *Sulfuraires,* en raison même de leur mode d'action. Les unes sont incolores (Beggiate, fig. 1685) ; les autres rosées (Thiocyste, Chromate, fig. 1686).

Beggiates. — Les plus remarquables Sulfuraires sont les Beggiates (*Beggiatoa alba*), qui abondent dans les eaux sulfureuses naturelles (Barèges), où elles forment des amas gélatineux, connus sous le nom de *glairine* ou *baréginc.*

Les Beggiates se présentent sous forme de filaments pluricellulaires, incolores et mobiles, dont certaines cellules

s'organisent directement en *spores exogènes* ou *kystes* (fig. 1685, *f*). Le contenu cellulaire est caractérisé par une accumulation de granules opaques (*a*), solubles dans l'éther et le sulfure de carbone, et qui ne sont autres que des granules de *soufre*, issus de l'oxydation de l'hydrogène sulfuré.

Ces plantes ne peuvent subsister longtemps dans un milieu dépourvu de ce dernier composé. Dans l'eau de source, par exemple, elles perdent petit à petit leur soufre, et leurs cloi-

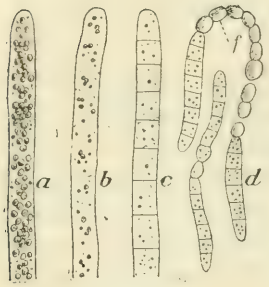


Fig. 1685.

Fig. 1686.

Fig. 1685. — Beggiate blanche (*Beggiatoa alba*). — *a*, filament végétant dans une eau riche en hydrogène sulfuré et rempli de granules de soufre ; *b*, le même, après un séjour de 24 heures dans une eau sans hydrogène sulfuré ; *c*, après 48 heures : le soufre a disparu et les cloisons transverses apparaissent ; *d*, filament dont certaines cellules se sont arrondies en spores ou kystes (*f*).

Fig. 1686. — Autres Sulfobactéries. — *a*, jeunes filaments de Thiotriche, fixés au vase de culture ; *b*, Amœbobacter ; *c*, forme jeune ; *d*, la même envahie par le soufre ; *f*, cellules jeunes de Chromate, espèce rose, l'une en voie de division ; *g*, forme plus âgée, ciliée. On voit les granulations de soufre (gr. : *a-d*, 900) (Winogradsky).

sons transverses reparaissent (fig. 1685, *b*, *c*) ; mais elles en élaborent à nouveau, dès qu'elles retrouvent de l'hydrogène sulfuré. Les Beggiates se tiennent toujours à la surface du liquide, parce que l'oxygène libre leur est nécessaire pour accomplir l'oxydation : en vase clos, elles meurent.

Le soufre, ainsi isolé par les Beggiates est petit à petit transformé par oxydation en acide sulfurique, lequel, en présence des sels calciques des eaux ambiantes, donne du sulfate de calcium (gypse). Ce dernier sel peut ensuite alimenter les espèces réductrices et donner lieu à une nouvelle production d'acide sulfhydrique, appelé à son tour à être de nouveau converti en soufre par les Sulfuraires.

Espèces d'eau stagnante. — D'autres Sulfobactéries, beau-

coup plus petites que les précédentes et souvent dissociées, vivent dans les eaux stagnantes et sont fréquemment colorées en rose (Chromate, fig. 1686).

Pour provoquer leur développement, on peut abandonner dans l'eau des morceaux de rhizome de Butome ombellé (*Butomus umbellatus*), en ajoutant au liquide deux grammes environ de gypse par litre : la réduction du sulfate, qui commence dès les premiers jours, met en liberté l'hydrogène sulfuré, nécessaire au développement des Sulfuraires.

Ces derniers se chargent ensuite peu à peu de soufre, issu de l'oxydation de l'hydrogène sulfuré, au point que la cellule en est parfois entièrement remplie et que seule la membrane reste encore apparente (fig. 1686, *d*). Quant aux sulfates qui résultent de l'oxydation ultérieure de ce soufre, ils reconstituent la matière fermentescible sous l'état premier.

On voit que, dans le milieu précédent, les deux fermentations sulfhydriques s'accomplissent simultanément ; mais, tandis que les Sulfuraires y meurent et se décomposent au bout de dix ou quinze jours, lorsqu'on couvre le récipient, et ne laissent que les granules de soufre (fig. 1686, *d*), les Bactéries réductrices des sulfates continuent au contraire à produire longtemps encore de l'hydrogène sulfuré, sans souffrir de la privation d'air. Ce fait montre bien qu'on a affaire à deux phénomènes distincts et en quelque sorte antagonistes, mais dont l'un est la condition de l'autre,

6° Fermentation acétique. — Plusieurs Bactériacées, et notamment le Microcoque du vinaigre (*Micrococcus aceti*), qualifié parfois aussi de Mycoderme du vinaigre, ont le pouvoir d'*oxyder l'alcool éthylique* et de le transformer en *acide acétique*. C'est cette propriété physiologique qui sert de base à la fabrication du vinaigre.

a) *Microcoque du vinaigre ; marche de l'oxydation.* — Le ferment acétique (fig. 1688, *a*, *b*) est formé de cellules très courtes (1 à 1,5 μ), cylindriques, et tantôt isolées, tantôt associées en chapelets. Il est polymorphe, et l'on remarque souvent, intercalées entre les cellules ordinaires des filaments, des cellules beaucoup plus longues et plus renflées (*c*).

Pour l'obtenir, on abandonne à l'air, en large surface, un mélange de vin (1 partie), d'eau (2 p.) et de vinaigre (1 p.) ; les germes du Microcoque, qui peuvent y être amenés avec

les poussières de l'air ou qui sont déjà présents dans le vinaigre, se développent bientôt en un voile superficiel, c'est-à-dire en une colonie dont les divers individus sont unis entre eux par une gelée mucilagineuse (fig. 1687). C'est ce que l'on observe surtout nettement dans les cuves en marche des vinaigreries : les chapelets du ferment multiplient si activement leurs cellules à la surface du liquide en voie d'acétification qu'ils s'y enchevêtrent en un voile gris gélatineux, d'apparence veloutée, d'abord fragile, mais qui, au bout

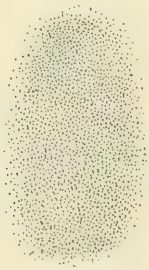


Fig. 1687.

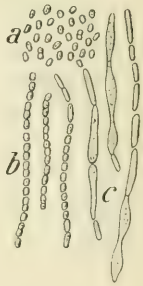


Fig. 1688.

Fig. 1687. — Petit fragment d'un voile de vinaigre : colonie gélatineuse de Microcoques (gr. : 200).

Fig. 1688. — *a*, Microcoque du vinaigre (*Micrococcus aceti*) ; *b*, le même en chapelets; *c*, filaments à éléments renflés et irréguliers (gr. : 900).

de quelques mois, devient assez épais et consistant pour pouvoir être enlevé d'une seule pièce.

Ce sont précisément des fragments de voile ou *mère du vinaigre*, prélevés dans une cuve en marche au moyen d'une spatule, que l'on dépose dans les cuves qui ne renferment encore que le liquide à acétifier : au bout de quelques jours, le voile s'est déjà étendu, en lame délicate, mais encore sans consistance, sur toute la surface.

L'acétification, étant une oxydation, exige, pour être active, le *libre accès de l'oxygène atmosphérique;* il faut, en outre, une température comprise entre 20 et 30 degrés. Le phénomène cesse au contraire rapidement, dès qu'on submerge le voile, en le faisant descendre au fond de la cuve.

L'oxydation de l'alcool par le Microcoque est progressive, c'est-à-dire que, comme sous l'influence des oxydants chimiques, l'alcool se transforme d'abord en *aldéhyde éthylique*

ou *acétique* (C^2H^4O), puis seulement en *acide acétique* ($C^2H^4O^2$) par une oxydation plus complète :

$$\underset{\text{Alcool.}}{C^2H^6O} + O = \underset{\text{Aldéhyde.}}{C^2H^4O} + H^2O.$$

$$\underset{\text{Aldéhyde.}}{C^2H^4O} + O = \underset{\text{Acide acétique.}}{C^2H^4O^2}.$$

En réalité, l'aldéhyde n'apparaît dans le liquide qu'en fort petite proportion au cours de la fermentation, parce qu'elle est oxydée au fur et à mesure qu'elle est engendrée. Aussi peut-on constater que, dès que l'aération devient moins complète, la proportion d'aldéhyde augmente sensiblement.

Les saccharoses ne sont pas oxydés par le Microcoque du vinaigre ; quant au glucose, il est converti, par le même mécanisme d'oxydation, en acide gluconique :

$$\underset{\text{Glucose.}}{C^6H^{12}O^6} + O = \underset{\text{Acide gluconique.}}{C^6H^{12}O^7}$$

La mannite ($C^6H^{14}O^6$) est transformée en *lévulose* par le même ferment :

$$\underset{\text{Mannite.}}{C^6H^{14}O^6} + O = \underset{\text{Lévulose.}}{C^6H^{12}O^6} + H^2O.$$

b) *Troubles de l'acétification.* — La fermentation acétique est souvent contrariée par le développement de microorganismes étrangers, notamment par une Levure, la Levure mycoderme ou Mycoderme du vin, et par les Anguillules (Vers nématoïdes).

Le *Mycoderme* forme sur les vins rouges nouveaux, exposés à l'air, le revêtement blanchâtre, connu sous le nom de *fleur du vin*. Ce Champignon diffère des Levures proprement dites, dont il offre la forme, par la production de spores endogènes isolées, au lieu d'ascospores normales, c'est-à-dire de spores groupées par 4 ou 8 dans la cellule mère ou asque (fig. 1694).

Quand le Mycoderme arrive à se développer à la surface des cuves, en même temps que le Microcoque du vinaigre, il y forme un voile épais, rugueux, qui étouffe le voile plus délicat et velouté du vinaigre et le fait tomber au fond, ce qui arrête par asphyxie l'acétification. Le Mycoderme du vin, étant essentiellement aérobie, se borne à brûler l'aliment carboné (alcool, acide acétique), mis à sa disposition, en le transformant, commme à l'ordinaire, en anhydride carbonique et eau :

$$C^2H^4O^2 + 4\,O = 2\,CO^2 + 2\,H^2O.$$
$$C^2H^6O + 6\,O = 2\,CO^2 + 3\,H^2O.$$

Remarquons que lorsque le Microcoque du vinaigre a entièrement acétifié l'alcool de la liqueur dans laquelle il végète, il brûle lui aussi l'acide acétique formé et par là contribue à affaiblir le vinaigre. Aussi

verse-t-on périodiquement de nouvelles quantités de liquide alcoolisé dans les cuves en marche, pour assurer la continuité de l'acétification.

Les *Anguillules* sont de petits vers cylindriques (1 à 2 mm.), très agiles, qui se développent parfois dans les cuves en nombre considérable. Elles nuisent au Microcoque du vinaigre, en ce qu'elles consomment, comme lui, de l'oxygène ; toutefois, par leurs mouvements serpentiformes, effectués au voisinage de la surface, elles compensent dans une certaine mesure cet inconvénient, en renouvelant le liquide alcoolique, ce qui hâte l'acétification. Les Anguillules sont assez résistantes pour pouvoir végéter encore dans des vinaigres qui renferment plus de 30 p. 100 d'acide acétique cristallisable.

L'acide sulfureux tue le Microcoque du vinaigre : de là la pratique du *soufrage* des tonneaux pour la conservation du vin.

Application. — La fabrication rationnelle du vinaigre est entièrement basée sur la connaissance scientifique du ferment acétique. Elle s'effectue par divers procédés.

a) Dans le *procédé d'Orléans*, on remplit des tonneaux jusqu'au tiers environ de vinaigre pur, et l'on y ajoute une petite quantité de vin, 12 litres par exemple ; puis on ensemence la surface du liquide. Périodiquement, on soutire une partie du vinaigre et on la remplace par une égale quantité de vin à acétifier. L'aération est assurée par deux larges ouvertures pratiquées de chaque côté du tonneau, aux extrémités d'un même diamètre. L'opération se fait à la température de 25-30°.

b) Dans le *procédé allemand*, le liquide à acétifier, à base d'alcool d'industrie, tombe goutte à goutte sur des copeaux de Hêtre, mis en tonneaux et préalablement ensemencés de ferment. L'aération est de la sorte parfaitement assurée, et le Microcoque envahit rapidement la surface entière des copeaux ; seulement, à la température de 30° environ, à laquelle se fait la fermentation, le courant d'air provoque une perte sensible d'alcool. Aussi emploie-t-on dans ce cas, comme liquide acétifiable, non le vin, mais des alcools industriels rectifiés, convenablement étendus d'eau.

c) Dans le *procédé Pasteur*, le liquide acétifiable (vin : 2 parties ; vinaigre : 1 p.) est introduit dans des cuves de faible profondeur, en couche peu épaisse (20 à 25 cent.) ; on l'ensemence en déposant à la surface, au moyen d'une spatule, des fragments de voile, et on opère à 15-20° seulement, pour éviter une trop grande évaporation de l'alcool. Le couvercle des cuves est percé de deux ouvertures aux extrémités d'un même diamètre pour assurer l'aération.

A mesure que l'acétification se poursuit, on ajoute de nouveau liquide : mais on le fait arriver lentement par le fond, pour ne pas déchirer le voile superficiel. Quand la fermentation est achevée, on soutire tout le vinaigre, et on conserve le voile, soit dans ce liquide, soit à l'état desséché, en vue d'une opération ultérieure.

Les Anguillules, si fréquentes dans le procédé d'Orléans, ne se développent pas avec le dispositif Pasteur, plus facile à entretenir en bon état.

7° Fermentations nitreuse et nitrique : Nitrobactéries. — Ces deux fermentations, très importantes dans la nature, et

générales, s'exercent sur les sels ammoniacaux et sont particulièrement actives dans la terre arable, où l'ammoniaque provient, comme il a été dit plus haut (p. 1258), d'une première transformation des matières organiques azotées.

Sous l'action successive du Microcoque nitreux (Bactérie nitreuse) (fig. 1689) et de la Bactérie nitrique (fig. 1691), les composés ammoniacaux sont *oxydés* et convertis en définitive en nitrates. Le premier de ces organismes transforme simplement les sels ammoniacaux en nitrites par une première oxydation, dite *nitrosation :* c'est le *ferment nitreux ;* le second transforme les nitrites en nitrates, aliments azotés par excellence des plantes supérieures (*nitratation*) *:* c'est le *ferment nitrique*. Les nitrates correspondent normalement à la métamorphose dernière des matières organiques terrestres ; toutefois, il peut survenir encore une *dénitrification* (p. 1272).

C'est au travail incessant de ce groupe particulier de microorganismes, les *Nitrobactéries*, partout répandues dans le sol, que les plantes vertes supérieures doivent de trouver dans la terre les nitrates, indispensables à leur végétation.

a) Preuve du phénomène. — Pour mettre ces fermentations en évidence, on peut faire usage de la liqueur nutritive suivante, en vérifiant préalablement la pureté des divers produits employés :

Sulfate d'ammonium (*matière fermentescible*)..., 1 gr. ;
Phosphate de potassium..., 1 gr. ;
Eau ordinaire..., 1 litre.

On verse environ 100 centimètres cubes de cette liqueur dans une série de matras de verre à fond plat, en délayant en outre dans chacun d'eux environ 0 gr.,5 ou 1 gr. de carbonate de magnésium pur ; on ferme ensuite avec un tampon d'ouate ou d'amiante et on stérilise. Pour l'ensemencement, on délaye simplement un peu de terre arable dans de l'eau distillée, et l'on dépose dans chaque matras quelques gouttes du mélange ainsi obtenu.

L'accès de l'air doit être largement assuré ; car les ferments nitreux et nitrique sont essentiellement aérobies. On peut ne couvrir les matras ensemencés que d'un capuchon de papier.

Or, dès le quatrième ou le cinquième jour, à la température ordinaire, de l'acide nitrique, sous forme de nitrate de magnésium, se constitue dans la liqueur.

Quant à l'acide nitreux, il est souvent déjà reconnaissable, alors qu'il n'y a pas encore trace d'acide nitrique.

Réactifs des nitrates et nitrites. — Pour déceler les nitrates, il suffit de traiter quelques gouttes de la liqueur, préalablement concentrées par évaporation, par la solution sulfurique de diphénylamine (p. 158) : ce réactif se colore en bleu, en présence de traces d'un nitrate.

Toutefois, comme la liqueur renferme aussi du nitrite de magnésium, il convient d'éliminer préalablement l'acide nitreux, en chauffant la liqueur avec du chlorhydrate d'ammonium en excès et de l'urée.

Pour déceler les nitrites, on ajoute à une petite quantité de liqueur trois gouttes environ d'une solution saturée d'acide sulfanilique et une goutte d'acide chlorhydrique ou acétique au dixième ; puis trois gouttes d'une solution saturée de naphtylamine. Si la liqueur renferme un nitrite, il se produit une coloration rouge.

b) Observation des Nitrobactéries. — A la longue, au bout de quinze jours environ, l'acide nitreux et l'ammoniaque ont disparu entièrement, et la liqueur ne renferme plus, comme produit azoté, que de l'acide nitrique, sous forme de nitrates. Le dépôt de carbonate de magnésium se montre alors couvert d'une sorte de voile fin, gélatineux ou floconneux, dans lequel végètent précisément les deux ferments oxydants qu'il va s'agir maintenant d'isoler.

Pour l'observation microscopique de ces organismes, on étend une petite parcelle du dépôt sur une lame et on laisse sécher ; on y verse ensuite un peu de vert malachite ; puis, au bout d'une demi-minute, on lave, et on traite pendant le même temps par le violet de Gentiane ; enfin on monte au baume de Canada. On peut employer aussi la fuchsine.

Des matras témoins, n'ayant reçu que la solution nutritive stérilisée et abandonnés à l'air libre, n'offrent, au bout du même temps, que les traces de nitrates qu'apportent toujours avec elles les poussières atmosphériques et qui n'augmentent pas d'une façon sensible pendant la durée de l'expérience. Il résulte de là que les ferments nitreux et nitrique n'existent pas, comme tant d'autres, dans l'air atmosphérique, tout au moins à l'état actif, et, comme le vent soulève avec la plus grande facilité la terre arable desséchée et en dissémine la poussière au loin, il y a lieu d'admettre que c'est à leur grande sensibilité à la dessiccation que ces organismes doivent de ne pas pouvoir subsister dans l'air.

c) Aliment des Nitrobactéries. — Les Nitrobactéries ne se développent pas sur la gélatine nutritive : l'abondance des matières organiques est, d'une manière générale, peu favorable à la nitrification.

Un caractère tout à fait exceptionnel, unique chez les végé-

taux sans chlorophylle, est que ces organismes nitrifiants *peuvent vivre et se multiplier dans des milieux purement minéraux*, exempts même de traces de carbone organique et ne renfermant, par suite, comme aliment carboné, que de l'anhydride carbonique, sous forme de carbonate de calcium ou de magnésium. Par là, les Nitrobactéries se rapprochent des plantes vertes, qui, elles aussi, ne tirent leur aliment que de principes minéraux ; mais, tandis que les plantes vertes ne peuvent assimiler l'anhydride carbonique qu'à la faveur de la radiation lumineuse, par l'intermédiaire de la chlorophylle, les Nitrobactéries se l'incorporent directement, sans le secours de ce pigment, et à l'obscurité comme à la lumière ; il suffit seulement que la température soit convenable. Ces micro-organismes effectuent, par suite, plus directement encore la synthèse de la matière vivante que les végétaux verts.

Milieux de culture. — On cultive les Nitrobactéries, soit en solution nutritive minérale, soit dans cette même solution, gélatinisée par la silice, toujours à l'air libre, les récipients étant simplement fermés avec un tampon d'amiante : en l'absence d'oxygène atmosphérique, il ne se produit aucune nitrification. En outre, le milieu doit être alcalin, pour assurer la neutralisation des acides, issus de l'oxydation.

La solution nutritive des deux ferments ne diffère que par la nature de la matière fermentescible. Elle renferme :

Matière fermentescible :	
a) Nitrite de potassium, pour le ferment nitrique . .	0gr,4
b) Sulfate d'ammonium, pour le ferment nitreux . .	0 ,4
Sulfate de magnésium	0 ,05
Phosphate de potassium	0 ,1
Carbonate de sodium	0 ,6
Chlorure de calcium	traces
Carbonate de calcium	excès
Eau distillée	100 gr.

En employant des sels strictement purs et des vases soigneusement lavés aux acides, puis à l'eau distillée, on réalise un milieu entièrement minéral. Or, les Nitrobactéries y végètent activement, et si le carbonate de calcium y a été déposé en fragments, cubiques par exemple, ces fragments se couvrent à la longue de colonies et finissent par disparaître, sous l'attaque des acides engendrés ; ils sont alors remplacés par des amas bactériens de même forme. Tandis que l'anhydride carbonique du calcaire a été assimilé par les Bactéries, la chaux a servi à neutraliser l'acide nitreux et l'acide nitrique, engendrés au cours de l'oxydation.

d) Cultures pures : isolement des ferments nitreux et nitrique. — L'aliment fermentescible du ferment nitreux étant l'ammoniaque, et celui du ferment nitrique, l'acide nitreux ; d'autre part, l'acide nitreux étant nuisible au ferment nitreux, et l'ammoniaque au ferment nitrique, c'est en partant de solutions nutritives, qui ne renferment que l'un ou l'autre de ces composés azotés, que l'on peut arriver à isoler les deux organismes oxydants, lesquels coexistent dans la terre arable, ainsi que dans les premières cultures qui en proviennent.

Ferment nitreux. — Pour obtenir, par exemple, le ferment nitreux, on dépose, comme il a été dit précédemment, dans une solution nutritive qui ne renferme, comme aliment azoté, que le sulfate d'ammonium,

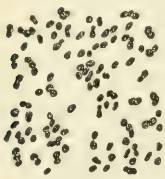


Fig. 1689.

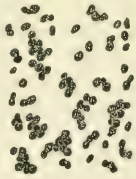


Fig. 1690.

Fig. 1691.

Fig. 1689. — Microcoque nitreux (ferment nitreux) : parcelle, colorée à la fuchsine, du voile formé au fond d'une culture en solution nutritive minérale, et en provenance de Zurich (gr. : 1000) (Winogradsky).

Fig. 1690. — Microcoque nitreux des terres de Gennevilliers, près Paris, en provenance d'une culture sur silice gélatineuse (gr. : 1000) (Winogradsky).

Fig. 1691. — Bactérie nitrique, en provenance d'une terre de Quito, cultivée en solution de nitrite : parcelle de la membrane qui couvre le fond du matras de culture, préalablement colorée au vert malachite ou à la fuchsine (gr. : 800) (Winogradsky).

une parcelle du dépôt bactérien, puisé dans une culture antérieure, où la production des nitrites a été reconnue très active. Il importe de veiller à ce que le sel ammoniacal ne s'épuise pas ; car on établirait par là même une condition favorable au ferment nitrique, qu'il s'agit précisément d'étouffer. Cette nouvelle culture est à son tour ensemencée dans une solution nutritive fraîche, etc., ce qui augmente petit à petit la production des nitrites, au détriment de celle des nitrates.

Après une série de cultures pratiquées de la sorte, on obtient, sur le dépôt de carbonate de calcium, une colonie dont les caractères extérieurs restent constants : au microscope, on n'y observe, après coloration, qu'une seule forme bactérienne (fig. 1689 et 1690), à cellules ovoïdes, tantôt isolées, tantôt en voie de division, et rarement associées en chaînettes. La longueur de ces cellules est d'environ 1 à 2 μ ; leur largeur, de 1 μ. C'est là le Microcoque nitreux (Bactérie nitreuse).

Et en effet, transporté dans de nouveaux liquides ammoniacaux, cet organisme y donne naissance exclusivement à des nitrites, qui s'accu-

mulent dans la liqueur. C'est donc bien une espèce différente qui accomplit l'oxydation dernière, d'où naît l'acide nitrique.

Ferment nitrique. — Pour isoler maintenant le ferment nitrique, opération plus facile que la précédente, on ensemence des solutions nutritives, qui ne renferment, comme aliment azoté, que du nitrite de potassium, en partant d'une des cultures premières, dans laquelle l'oxydation des nitrites est très active : les cultures successives deviennent alors le siège d'une nitratation de plus en plus prépondérante, et la colonie qui se constitue au fond renferme une Bactérie nouvelle. Le ferment nitreux ne s'y maintient pas, faute d'ammoniaque.

En effet, en transportant une trace du dépôt de la troisième ou quatrième culture dans le milieu ammoniacal, propre à la Bactérie nitreuse, il ne s'y produit rien, pas plus de nitrates que de nitrites. La Bactérie nouvelle ainsi isolée n'a donc aucune action sur l'ammoniaque ; mais elle oxyde les nitrites et les amène à la forme ultime de nitrates. C'est là la Bactérie nitrique (fig. 1691) ; elle est plus petite que l'espèce précédente ($\frac{1}{2}$ à 1 μ de longueur), mais proportionnellement plus allongée.

f) Nitrification dans les cultures et dans le sol. — L'oxydation exercée par le ferment nitreux en milieu ammoniacal est beaucoup plus énergique que celle exercée par le ferment nitrique en milieu nitreux. Il faut environ trois fois plus d'oxygène pour transformer un poids donné d'azote ammoniacal en azote nitreux que pour convertir ce même poids d'azote, pris à l'état nitreux, en azote nitrique. C'est ce qui résulte des équations suivantes, dans lesquelles les acides sont supposés anhydres :

$$2\,AzH^3 + O^6 = Az^2O^3 + 3\,H^2O \quad \text{(nitrosation).}$$
$$Az^2O^3 + O^2 = Az^2O^5 \quad \text{(nitratation).}$$

Ce sont ces oxydations qui fournissent aux Nitrobactéries l'énergie nécessaire à l'entretien de leur vie.

On comprend, d'après cela, pourquoi, dans les cultures en milieu liquide, où les colonies se forment toujours au fond, sur le carbonate de calcium, la Bactérie nitreuse prend si souvent l'avance : étant plus avide d'oxygène, elle étouffe plus ou moins complètement le ferment nitrique. De là aussi la présence, dans ces liqueurs, de nitrites libres.

Dans le sol arable, au contraire, on n'observe presque jamais le stade nitreux : la production des nitrites n'y est que transitoire, et ces sels, aussitôt engendrés, sont au fur et à mesure convertis en nitrates par la Bactérie nitrique. Cette différence, par rapport à ce que l'on constate dans les solutions nutritives, tient à la porosité du sol, qui assure une

aération suffisante au développement simultané des deux ferments : la nitratation est en effet surtout active dans les terres meubles. Mais il suffit de stériliser la terre arable et de l'ensemencer ensuite de ferment nitreux pur, pour n'obtenir que des nitrites, sans augmentation de la teneur en nitrates.

L'optimum de température pour la nitratation est de 37° ; le minimum, de 5°, et le maximum, de 55°.

Gisements naturels de nitrates. — La nitratation ne s'effectue pas seulement dans la terre arable. C'est aussi cette fermentation qui donne naissance aux efflorescences blanches de salpêtre (nitrate de potassium), qui couvrent les murs humides (écuries, caves, ponts), ou même la surface du sol, comme dans les nitrières naturelles d'Egypte, de Ceylan, etc.

Les gisements naturels les plus remarquables des nitrates d'origine bactérienne sont les gisements anciens du Pérou et du Chili : le nitrate de sodium y est associé à de l'argile, à du chlorure de sodium, ainsi qu'à de l'iodate et du bromate, ce qui indique l'intervention des eaux marines dans la formation de ces dépôts géologiques.

Or, l'eau de mer renferme l'iode et le brome à l'état d'iodures et de bromures ; il est donc vraisemblable que ces deux genres de sels ont subi l'oxydation, en même temps que l'azote ammoniacal, et se sont trouvés ainsi transformés en iodates et bromates. C'est ce que corrobore l'expérience directe : si, en effet, l'on additionne de bromure ou d'iodure de potassium une culture pure de ferment nitrique en activité, ces sels se convertissent respectivement en bromate et en iodate.

Toutefois, on pense que tous ces sels du Pérou ne se sont pas constitués sur place dans leurs gisements actuels, mais qu'ils y ont été amenés en dissolution, puis seulement déposés dans de vastes bassins de réception, lagunes ou estuaires, à la suite de l'évaporation de l'eau. C'est qu'en effet on n'y rencontre pas de phosphate de calcium, et ce dernier sel se constitue toujours au cours de la décomposition des matières organiques phosphorées naturelles (albuminoïdes), qui alimentent les fermentations ammoniacale, nitreuse et nitrique. Le phosphate de calcium, insoluble dans l'eau, serait donc resté seul au lieu d'origine, tandis que les nitrates, les iodates, etc., auraient été transportés en dissolution dans l'eau, puis déposés après évaporation.

Les nitrates du Chili et du Pérou sont très employés en agriculture.

8° Dénitrification. — Plusieurs espèces de Bactériacées sont douées du pouvoir de *réduire les nitrates* et de donner lieu à un *dégagement d'azote libre* ou d'*oxyde azoteux*.

Ces *Bactéries dénitrifiantes* se rencontrent notamment dans les excréments des animaux et dans le fumier ; elles interviennent aussi dans la putréfaction des tissus animaux ou végétaux (p. 1260). Lorsqu'elles viennent à se développer dans la terre arable, elles l'appauvrissent en azote, au préjudice des plantes de culture.

Pour mettre en évidence cette fermentation par réduction, il suffit de verser une dissolution de nitrate de sodium sur du crottin de Cheval. A une douce température, le mélange entre en fermentation au bout de quelques heures, et il se produit un dégagement d'azote ; à la longue, le nitrate disparaît en totalité.

La paille hachée et arrosée d'une solution de nitrate fermente de la même façon.

Lorsque les mélanges précédents sont préalablement stérilisés par la chaleur, le phénomène n'a plus lieu, et l'on retrouve toujours dans la masse la totalité du nitrate qui y était primitivement contenu.

On peut tuer aussi les Bactéries dénitrifiantes du fumier frais par l'addition d'une petite quantité d'acide sulfurique, ou encore de superphosphate de calcium, additionné de cet acide : l'engrais conserve de la sorte toute sa valeur fertilisante.

Fermentations terrestres. — On voit, d'après ce qui précède, que les matières organiques complexes, animales ou végétales, qui sont confiées à la terre, sont l'objet, pour ce qui est de leur azote, de trois minéralisations essentielles et successives, savoir :

1° La fermentation ammoniacale ou *ammonisation*, phénomène d'hydratation, par lequel l'urée, par exemple, est convertie en carbonate d'ammonium (p. 1258) ;

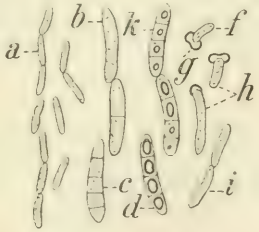


Fig. 1692. — Bacille Mégathérium. — *a*, Bacilles isolés ou associés (gr. : 250) ; *b*, forme en voie de cloisonnement ; *c*, Bacille cloisonné ; *d*, le même avec quatre spores, à membrane épaisse ; *k*, début de la formation des spores ; *g*, exospore ; *f*, nouveau Bacille ; *h*, autres spores en germination ; *i*, Bacille subdivisé (de Bary).

2° La fermentation nitreuse ou *nitrosation*, production de nitrites par une première oxydation des composés ammoniacaux (p. 1270) ;

3° Enfin la fermentation nitrique ou *nitratation*, production

de nitrates, alcalins ou terreux, par une oxydation dernière des nitrites (p. 1271).

Toutefois, en présence d'un excès de matières organiques, il peut y avoir aussi, comme on vient de le dire (p. 1272), *dénitrification* partielle.

Ajoutons que le soufre et le phosphore des matières organiques albuminoïdes, ainsi métamorphosées, éprouvent, eux aussi, une oxydation, et passent respectivement à l'état d'acide sulfurique et phosphorique, et par suite à l'état de sulfates (gypse) et de phosphates (phosphate neutre de calcium). Quant au carbone, il est, conformément à sa destinée générale, converti en anhydride carbonique.

Solubilisation directe des composés organiques azotés. — Il y a lieu toutefois de remarquer que certaines espèces bactériennes terrestres, et notamment le *Bacille mégathérium* (fig. 1692), qui est de très grande taille, paraissent douées du pouvoir de *solubiliser directement les matières organiques azotées* du sol végétal et de leur permettre d'être absorbées, puis assimilées, telles quelles, par les plantes de culture, en particulier par les Céréales, *sans que ces matières aient à subir de minéralisation préalable.*

Cette question exige de nouvelles recherches; toujours est-il que la propriété précédente est d'accord avec ce fait constant, que, dans une terre abondamment pourvue de sels minéraux nourriciers, mais dépourvue de matières organiques, la végétation devient à la longue languissante.

CHAPITRE II

FERMENTATIONS FONGIQUES

Principaux ferments fongiques. — Les Champignons, capables de se comporter comme ferments, sont : 1° d'une part, les *Levures* et quelques autres Ascomycètes (Aspergille noir, Pénicille crustacé, p. 1185) ; d'autre part, quelques *Mucorinées*, notamment le Mucor à grappe (p. 1148) et le M. circinelloïde.

Toutefois, sous le rapport de la puissance fermentaire, les Levures et le Mucor à grappe sont de beaucoup les espèces les plus remarquables.

Les seules substances fermentescibles sont ici les *sucres*, et la transformation de ces hydrates de carbone est toujours corrélative d'une production d'*alcool*, ainsi que d'anhydride carbonique et de divers produits accessoires, ce qui a fait donner au phénomène le nom de *fermentation alcoolique*.

Par exception, certaines Moisissures (Aspergille, Pénicille, Stérigmatocyste, fig. 1523) sont capables de faire fermenter d'autres corps que les sucres, par exemple le *tanin*, qu'elles convertissent en acide gallique, par hydratation : c'est alors la *fermentation gallique* (p. 127).

Fermentation alcoolique. — Considérons ici spécialement les Levures, qui sont les plus importants de tous les ferments alcooliques, puisqu'ils produisent la totalité de l'alcool, préparé par l'industrie.

1° Morphologie des Levures. — Les Levures (*Saccharomyces*), très répandues dans la nature à la surface des fruits charnus (raisin, prune), se composent de cellules ordinairement ovoïdes (fig. 1693), d'un peu moins d'un centième de millimètre de longueur, articulées les unes aux autres en chapelets plus ou moins longs, simples ou rameux. Ces filaments se dissocient avec la plus grande facilité, surtout lorsqu'ils se développent dans des liquides agités : aussi

n'est-il pas rare de rencontrer les Levures, comme les Bactériacées, à l'état unicellulaire ou paucicellulaire.

Chaque cellule comprend (fig. 1697. *h*) : 1° une membrane, formée essentiellement de principes pectiques, non bleuissable par les réactifs de la cellulose ; 2° un protoplasme incolore

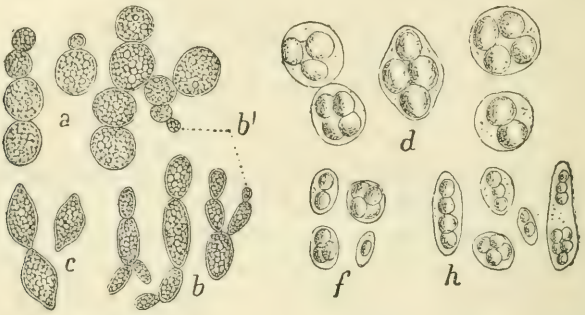


Fig. 1693. Fig. 1694.

Fig. 1693. — Levures. — *a*, Levure de bière (*Saccharomyces cerevisiæ*), haute et basse (8 à 9 μ) ; *b*, Levure elliptique (*S. ellipsoideus*) (6 μ) ; *b'*, jeunes cellules, nées par bourgeonnement ; *c*, Levure apiculée (*S. apiculatus*). — On voit le réseau protoplasmique.

Fig. 1694. — Formation des spores. — *d*, asques, ordinairement tétrasporés, de la Levure de bière ; *f*, de la Levure elliptique ; *h*, de la Levure de Pasteur (*S. Pastorianus*), à 2, 4 et 8 spores.

réticulé, dans lequel on remarque une ou un petit nombre de larges vésicules à suc cellulaire ; 3° un noyau ; 4° enfin des produits dissous, notamment des amides (tyrosine, leucine), du glycogène, colorable en rouge brun par l'eau iodée, et des sels minéraux, parmi lesquels domine le phosphate de potassium.

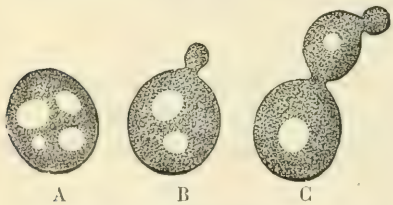


Fig. 1695. — *A*, cellule de Levure isolée, avec vacuoles dans le réseau protoplasmique (gr. : 2500). — *B*, début du bourgeonnement. — *C*, la seconde cellule bourgeonne à son tour.

Le protoplasme ou le suc cellulaire renferment en outre des cristalloïdes protéiques, tantôt isolés (fig. 1697, *g*), tantôt associés en chaînettes (*f*, *i*).

Multiplication. — La multiplication des Levures s'opère *par bourgeonnement* (fig. 1695) ; elle est surtout active, lorsque la plante végète sans se comporter comme ferment alcoolique, c'est-à-dire, comme l'on verra, lorsqu'elle se trouve au libre contact de l'air.

En un point de la paroi prend naissance une protubérance (fig. 1695, *B*), qui se dilate, à mesure qu'elle s'allonge et constitue ainsi l'ébauche d'une nouvelle cellule ovoïde ; un noyau, issu de la division de celui de la cellule mère s'y engage (fig. 1696, *a*, *a'*). La nouvelle cellule se sépare ensuite de la cellule mère par une cloison transversale, tout naturellement étroite, au niveau de l'étranglement basilaire.

Pour suivre les diverses phases de cette multiplication, on fait végéter la Levure *en cellule* (fig. 1535) : à cet effet, on délaye une très petite quantité de Levure dans une goutte de solution nutritive (p. 1281), sur une lamelle, et on renverse cette dernière sur la cellule préalablement stérilisée.

Formation des spores. — Les spores ne se produisent bien que dans des conditions déterminées de milieu, en particu-

Fig. 1696.

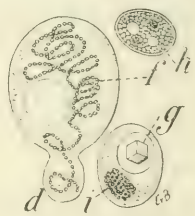


Fig. 1697.

Fig. 1696. — Structure des Levures. — *a*, cellules de Levure de bière au repos, avec leur noyau; *a'*, cellule en voie de bourgeonnement, à noyau dédoublé ; *b*, *c*, formation des spores ; *b*, le noyau est subdivisé en deux, puis en quatre autres (près *b*, 5 noyaux, dont un allongé) ; *c*, les spores incluses dans l'asque ; en haut, deux spores seulement ; au centre, un noyau est encore libre (gr. : 1500) (Mœller).

Fig. 1697. — *d*, cellule en voie de bourgeonnement, montrant une large vacuole et un chapelet (*f*) de cristalloïdes (gr. : 5000) ; *i*, groupe compact de cristalloïdes ; *g*, cristalloïde cubique dans le suc (Hieronymus). — *h*, réseau protoplasmique d'une cellule, avec deux larges vacuoles.

lier lorsque l'alimentation vient à être difficile. On les obtient en semant un peu de Levure sur des tranches de Carotte ou de Pomme de terre stérilisées; plus sûrement, en la déposant sur de petites colonnettes de plâtre, immergées par leur base dans une mince couche d'eau et placées ensuite sous cloche à une température convenable (20-25°) : dans ce dernier cas, la plante ne tarde pas à manquer d'aliment.

Les cellules sporifères (fig. 1694 et 1696) ne se distinguent en rien des cellules stériles avoisinantes, sinon par leur taille d'ordinaire un peu plus grande. Leur noyau, primitivement

simple (fig. 1696, *a*), se divise par deux bipartitions en quatre autres (*b*), parfois même en huit ; après quoi, une portion du corps protoplasmique se condense autour de chacun d'eux et s'enveloppe d'une membrane propre, ce qui donne lieu à une ou à deux *tétrades de spores* (*c*). Celles ci sont disposées (fig. 1694), tantôt en file, tantôt en lame, tantôt en tétraèdre ; parfois, il ne s'en produit que deux par cellule.

Les cellules mères, engendrant leurs spores par tétrades dans leur intérieur, ne sont autres que des *asques*, peu différenciés, il est vrai, par rapport aux cellules végétatives du thalle, contrairement à ce que l'on observe dans la généralité des Ascomycètes (p. 1182).

On rattache les Levures à la famille des Discomycètes.

A l'état desséché, les spores (*ascospores*) résistent à des températures élevées, jusqu'à 110 et 115°, pendant quelques minutes, tandis que les cellules actives sont tuées rapidement à 70° en milieu neutre, et déjà à 55° en milieu acide, dans le vin par exemple.

Au contraire, les froids les plus intenses (— 100°,...) n'exercent pas d'action sensible sur les spores, ni même sur la Levure pressée.

Principales espèces. — La difficulté de reconnaître et de limiter les espèces, et à plus forte raison les races, n'est pas moindre pour les Levures que pour les Bactériacées. Quelques espèces offrent pourtant des formes et des dimensions assez caractéristiques.

La Levure de bière (*Saccharomyces cerevisiæ*), par exemple, espèce domestique, est formée de cellules faiblement ovoïdes ou arrondies (fig. 1693, *a*), de 8 à 9 μ (0 mm., 008 à 0,009) ; la Levure elliptique (*b*), qui végète sur le raisin, a les siennes ovoïdes allongées, de 6 μ en moyenne ; dans la Levure apiculée (*c*), les cellules sont terminées aux deux extrémités par un petit mamelon saillant, ce qui leur donne la forme d'un citron, etc.

Lorsque les Levures végètent au libre contact de l'air, leurs cellules peuvent s'allonger notablement (fig. 1694, *h*) et leurs chaînettes revêtent alors presque l'aspect filamenteux ordinaire du thalle des Champignons ; toutefois, les filaments, au lieu d'être cylindriques, sont d'ordinaire un peu étranglés au niveau des cloisons. C'est le cas, par exemple, pour la Levure de Pasteur, que l'on trouve dans le vin, le cidre; pour la Levure elliptique, ainsi que pour la Levure blanche (*Saccharomyces albicans*), qui produit le *muguet* des enfants (p. 686).

2° **Culture des Levures.** — La culture pure des diverses espèces ou races que peut renfermer un milieu donné est indispensable à la connaissance des propriétés spéciales des Levures correspondantes et, par suite, de celles des liquides

naturels (moût de raisin....) ou artificiels qu'elles font fermenter. Dans la fabrication du vin, notamment, il importe qu'un moût déterminé reçoive, non pas indifféremment toutes les Levures qui végètent naturellement sur le raisin, mais seulement l'espèce ou la race capable de donner au produit de la fermentation toute sa saveur et tout son bouquet.

Le perfectionnement de la fabrication des liquides fermentés en général (vin, cidre, bière) repose, on le voit, sur la préparation des cultures pures des diverses Levures, ainsi que sur la détermination des milieux nutritifs qui conviennent le mieux à leur développement.

C'est ainsi qu'on a pu isoler les Levures, assez nombreuses (17 espèces ou races), qui interviennent dans la fabrication du cidre : leur culture se fait soit en solution nutritive, soit sur gélatine sucrée. Or, certaines seulement de ces races donnent de bons produits, et ce sont elles, par conséquent, qu'il importe de multiplier dans les moûts de pommes appropriés ; d'autres, au contraire, produisent des cidres inférieurs, facilement altérables, et caractérisés en général par leur faible teneur en acides volatils (acide acétique, etc.).

Marche des cultures. — Pour réaliser ces cultures, en partant d'une Levure complexe, comme la Levure de bière du commerce, on en délaye une petite quantité dans de l'eau stérilisée, on agite, et, au moyen d'un compte-globules, on détermine le nombre de cellules que renferme un volume déterminé du liquide. Or, en diluant convenablement le mélange, on arrive à faire en sorte qu'un centimètre cube du liquide, préalablement agité, ait grande chance de ne renfermer qu'une seule cellule.

On ensemence dès lors une série de ballons de culture, pourvus de solution nutritive, en déposant dans chacun d'eux un centimètre cube du liquide précédent, c'est-à-dire une cellule. Certes, il arrive toujours, faute d'homogénéité de l'émulsion de Levure, que certains ballons reçoivent plusieurs cellules, ce que l'on reconnaîtra au développement de plusieurs taches de Levure, nées de la multiplication des cellules disséminées dans le liquide. On ne conserve tout naturellement pour les opérations ultérieures que les cultures dans lesquelles n'apparaît qu'une seule colonie. Les premières cultures pures ainsi obtenues sont ensuite entretenues par de nouveaux ensemencements, conformément à ce qui a été dit déjà pour les Bactériacées (p. 1220).

Caractères des espèces. — Pour caractériser les espèces ou races de Levures, on fait intervenir, non seulement les formes des cellules, mais les limites de température entre lesquelles se produisent les ascospores. Ces limites extrêmes sont : 11° et 37°, pour la Levure de bière ; 7° et 31°, pour la Levure elliptique ; 3° et 30°, pour la Levure de Pasteur ; etc.

On tient compte aussi des limites de température entre lesquelles se constitue le *voile*, à la surface des liquides ensemencés au libre contact

de l'air, par exemple dans un large cristallisoir, auquel cas la Levure n'agit pas comme ferment alcoolique. Le voile, souvent très épais et uniquement composé des cellules du Champignon, se développe entre 7° et 28°, avec la Levure de bière, l'optimum étant de 22° ; entre 6° et 34°, avec la Levure elliptique ; 3° et 28°, avec la Levure de Pasteur ; etc.

Pour obtenir facilement un voile, il suffit d'abandonner à lui-même un moût sucré, qui a achevé de fermenter : la Levure, jusque-là accumulée au fond du récipient, où elle ne se multipliait que faiblement, se remet à bourgeonner et monte à la surface, qu'elle envahit rapidement.

Ce que l'on nomme communément *fleur du vin* n'est pas autre chose que le voile ondulé de la Levure mycoderme, qui apparaît fréquemment sur les vins nouveaux, abandonnés à l'air.

3° Aliment des Levures. — L'aliment des Levures, comme celui de toutes les plantes incolores, comprend une partie organique, qui donne à la cellule tout au moins le carbone qui lui est nécessaire, et une partie minérale saline (p. 481).

a) La *partie organique* renferme nécessairement la matière fermentescible, c'est-à-dire, soit un *glucose* (dextrose, lévulose, galactose), soit un *saccharose* (sucre de canne, maltose). Le lactose ou sucre de lait ne peut servir d'aliment fermentescible que pour certaines espèces (L. du *kéfir*, p. 91 et 712).

Comme aliment carboné ordinaire non fermentescible, c'est-à-dire n'entretenant que la nutrition normale, on peut employer de l'acide tartrique, sous forme de tartrate d'ammonium, sel qui a l'avantage de donner à la fois le carbone et l'azote ; mais l'un ou l'autre des aliments précédents conviennent très bien aussi, pour ce qui est du carbone. Le sucre n'est strictement indispensable que lorsque la Levure doit agir comme ferment alcoolique : sans sucre, il n'y a aucune production d'alcool. Toutefois, ajouté au tartrate d'ammonium, le sucre donne plus de vigueur à la végétation normale.

b) La *partie minérale* renferme l'aliment azoté, sous la forme d'ammoniaque, en combinaison avec des acides organiques (tartrates,...) ou minéraux (phosphates,...), ou encore, mais moins avantageusement, sous forme de nitrates.

Les autres éléments essentiels de l'aliment (phosphore, potassium,...) sont donnés sous forme de sels minéraux. Le plus important de ces derniers est le phosphate de potassium, comme le montre la composition des cendres de Levure, qui renferment en effet l'acide phosphorique pour plus de 50 p. 100 de leur poids, et la potasse pour environ 38 p. 100 ; le reste est constitué par de la magnésie, de la chaux, etc.

Composition de la solution nutritive. — Pour obtenir avec

la Levure de bière une fermentation active, on peut employer le mélange suivant :

Sucre candi (*substance fermentescible*)	150 gr.
Azotate d'ammonium	7 gr. 50
Phosphate de potassium	5 gr.
Sulfate de magnésium	2 gr. 50
Phosphate de calcium	0 gr. 50
Eau	1 litre.

On peut d'ailleurs remplacer ce mélange par une décoction de *cendres de Levure*, additionnée de sucre et de tartrate d'ammonium (p. 482). En y semant quelques cellules de Levure fraîche, on obtient en peu de temps, si l'accès de l'air n'est pas interdit, une abondante récolte.

Une petite proportion d'acides libres (acide tartrique,...) est de nature à favoriser le développement.

Les deux modes de vie de la Levure. — 1° *Vie aérobie.* — Tant que les Levures végètent au libre contact de l'air, par exemple dans de larges cristallisoirs, à la surface d'une faible couche de liquide nourricier, elles se comportent, sous le rapport de leur nutrition, comme les plantes ordinaires, c'est-à-dire qu'à la faveur de l'oxygène libre absorbé, elles se bornent, pour créer l'énergie qui leur est nécessaire, à brûler le carbone mis à leur disposition et à l'émettre à l'état d'anhydride carbonique, sans produire d'alcool. Dans ces conditions, la multiplication cellulaire est très active, comme l'atteste la grande épaisseur du voile superficiel, et le rapport du poids de Levure formée au poids de sucre décomposé pendant un temps donné est relativement élevé et d'environ $\frac{1}{4}$.

La vie aérobie de la Levure n'est autre que la vie normale.

2° *Vie anaérobie ou fermentation alcoolique.* — Quand l'oxygène libre vient à se raréfier ou même à manquer, quand par exemple la Levure est plongée au fond d'une couche épaisse de liquide sucré, comme dans un ballon à moitié ou entièrement rempli de solution nutritive (fig. 1698), alors la Levure entre dans une période de vie anaérobie, au cours de laquelle elle *résiste à l'asphyxie*, c'est-à-dire crée l'énergie nécessaire à sa permanence, *en devenant ferment alcoolique.*

A cet effet, elle transforme le sucre de la liqueur en *alcool éthylique* et *anhydride carbonique*, produits essentiels, plus

une série de *produits accessoires*, dont la proportion totale ne dépasse pas 5 p. 100 ; pendant cette transformation, il y a dégagement de chaleur (p. 648). Le gaz dégagé, recueilli à l'état pur, éteint les corps en combustion et trouble l'eau de chaux : c'est donc bien le gaz carbonique. Quant au liquide fermenté, il réduit le mélange de bichromate de potassium et d'acide sulfurique, en donnant lieu à une teinte verte, due au sesquioxyde de chrome : il renferme donc de l'alcool.

Si le sucre est un glucose, il est directement transformé par la Levure, en un mot, *directement fermentescible ;* si c'est un saccharose, il est préalablement interverti, et, par suite, *indirectement fermentescible.*

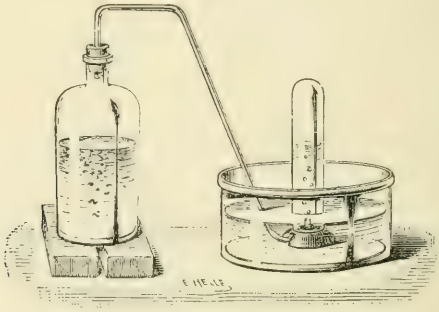


Fig. 1698. — Fermentation alcoolique; à droite, dégagement de l'anhydride carbonique dans l'éprouvette.

Le dégagement actif et continu d'anhydride carbonique, dont la liqueur est le siège, y donne lieu à un bouillonnement très apparent, qui a précisément fait donner au phénomène le nom de fermentation, appliqué depuis à d'autres transformations actives, accomplies par les Bactériacées (p. 1251).

Dans cet état d'asphyxie, la multiplication cellulaire va en se ralentissant, à mesure que l'oxygène libre devient plus rare, et, à la longue, la Levure s'anémie ; mais, inversement, la décomposition du sucre gagne de plus en plus en activité. Aussi le rapport du poids de Levure formée au poids correspondant de sucre décomposé devient-il très faible en pleine fermentation ; il descend en effet à $\frac{1}{70}$, et même, en l'absence totale d'oxygène, à $\frac{1}{90}$. Plus on restitue d'oxygène libre à la plante, plus la fermentation tend à se ralentir, et plus aussi le rapport se rapproche de ce qu'il est dans l'état de vie normale, c'est-à-dire environ $\frac{1}{4}$.

Toutefois, lorsque la fermentation est en pleine marche, il a été constaté que, même sous l'action d'un courant d'air, la Levure peut continuer à se comporter comme ferment, tant est grande chez elle l'aptitude à ce genre d'activité.

Produits de la fermentation. — Lorsque le dégagement d'anhydride carbonique cesse, indice que la fermentation est achevée, la liqueur, maintenant dépourvue de sucre, renferme en dissolution de l'*alcool éthylique* (C^2H^6O) ou *hydrate d'éthyle* ($C^2H^5.OH$) ou *esprit-de-vin*, produit principal, et un peu d'*anhydride carbonique* ; puis, comme produits accessoires, des *alcools supérieurs*, homologues de l'alcool éthylique, notamment l'*alcool propylique* (C^3H^8O), l'*alcool isobutylique* ($C^4H^{10}O$) et l'*alcool amylique* ($C^5H^{12}O$) ; de l'*acide succinique* ($C^4H^6O^4$) ; de la glycérine ($C^3H^8O^3$) ; enfin des *aldéhydes*, en particulier l'aldéhyde éthylique ou acétique, produit d'oxydation de l'alcool éthylique, et le *furfurol* ou aldéhyde pyromucique, ainsi que des *éthers*, produits odorants très volatils.

Les alcools, qui viennent d'être énumérés, appartiennent tous à la *série grasse*, caractérisée par la formule générale $C^nH^{2n+2}O$; remarquons que le premier terme ($n = 1$), qui est l'alcool méthylique (CH^4O), manque aux produits de la fermentation. Par oxydation, ces alcools engendrent tous une *aldéhyde* ($C^nH^{2n}O$), et, si l'oxydation se prolonge, un acide ($C^nH^{2n}O^2$), dit *acide gras*, parce que les acides des corps gras naturels (acide stéarique,...) se rattachent à cette série. L'alcool éthylique, par exemple, donne l'aldéhyde éthylique (C^2H^4O), qui bout à 21°, et l'acide acétique ($C^2H^4O^2$ (p. 1265).

Le point d'ébullition de ces alcools va en montant, avec le rang qu'ils occupent dans la série. Il est de 78°, pour l'alcool éthylique ; de 98°, pour l'alcool propylique ; de 109°, pour l'alcool isobutylique et de 132°, pour l'alcool amylique.

Le furfurol, aldéhyde distinct de la série précédente, est le moins volatil des produits de la fermentation (160°).

C'est précisément à ces différences de volatilité que l'on doit de pouvoir extraire, à l'état pur, l'alcool éthylique (esprit-de-vin) par la distillation fractionnée.

Distillation et rectification. — La distillation des liqueurs fermentées permet d'extraire l'alcool éthylique, accompagné des autres produits volatils (alcools supérieurs, aldéhydes,...) ; le liquide obtenu est une *eau-de-vie naturelle* ou un *alcool*

d'industrie, selon que l'on a soumis à la fermentation un moût sucré naturel, comme le jus de raisin, ou au contraire les glucoses d'industrie, qui résultent de la saccharification de l'amidon, ou encore les mélasses, etc.,

L'alcool d'industrie brut est ensuite soumis à une *rectification*, par distillation fractionnée, qui a pour but d'en éliminer les alcools supérieurs et les aldéhydes. Cette opération est indispensable, lorsque l'alcool doit être livré à la consommation, sous forme d'eaux-de-vie artificielles ; car l'alcool amylique et le furfurol, que ces alcools bruts renferment en forte proportion, exercent sur l'organisme une action particulièrement toxique, qui ne peut que hâter, chez les alcooliques, les ravages dus à la seule action de l'alcool éthylique [1].

Interprétation de la fermentation. — On voit que le carbone du sucre, transformé par les Levures, se retrouve en définitive dans un nombre relativement considérable de composés, dont la proportion varie d'ailleurs avec les espèces.

Par quel processus physiologique tous ces corps prennent-ils naissance ? Le sucre est-il purement et simplement assimilé par le ferment, et l'alcool, ainsi que les autres produits, naissent-ils, en manière d'excrétions, du dédoublement ultérieur des principes assimilés ; ou bien la Levure exerce-t-elle une action dédoublante plus directe sur le sucre ? Il semble que ce soit cette dernière alternative qui corresponde à la réalité.

On a pu extraire, en effet, de la Levure en voie de fermentation, en la comprimant à plusieurs centaines d'atmosphères, un *liquide diastasique*, qui, filtré sur porcelaine et de la sorte débarrassé de toute cellule, transforme le sucre en alcool et anhydride carbonique, c'est-à-dire en les produits essentiels de la fermentation, comme la Levure elle-même. D'après cela, on peut, en négligeant les produits secondaires, considérer la fermentation alcoolique comme un *simple dédoublement de sucre :* ce dédoublement serait direct pour les glucoses, et indirect pour les saccharoses, qui éprouvent, en effet, une interversion préalable, grâce à une excrétion d'invertine :

$$\underset{\text{Glucose.}}{C^6H^{12}O^6} = \underset{\text{Alcool.}}{2\ C^2H^6O} + 2\ CO^2.$$

$$\underset{\text{Saccharose.}}{C^{12}H^{22}O^{11}} + H^2O = \underset{\text{Glucoses.}}{2\ C^6H^{12}O^6} = \underset{\text{Alcool.}}{4\ C^2H^6O} + 4\ CO^2.$$

[1] Voir : *l'Alcoolisme*, dans notre *Anat. et Physiol. animales*, 8e édit.

Remarquons toutefois que quelques Levures (L. elliptique ; L. apiculée) ne sécrètent pas d'invertine et sont, par suite, incapables de faire fermenter le saccharose.

On sait que la façon la plus commode d'obtenir l'invertine, diastase analogue à celle du suc intestinal, est de précipiter par un excès d'alcool concentré les liqueurs dans lesquelles végète la Levure de bière, en présence du sucre de canne (p. 90) ; la diastase productrice d'alcool, elle, reste au contraire confinée dans le corps protoplasmique des cellules et y effectue la fermentation, d'où la nécessité d'une très forte compression pour l'en extraire.

Cause de la grande activité de la décomposition. — On peut se rendre compte, dans une certaine mesure, de la cause de la grande activité de la consommation du sucre pendant la fermentation, par rapport à ce qu'est cette même consommation dans les conditions normales, en remarquant qu'une molécule de sucre, transformée pendant la fermentation, met en liberté moins d'énergie que pendant la vie normale.

Dans le premier cas, en effet, une partie seulement du carbone de cette molécule est entièrement brûlée et émise à l'état d'anhydride carbonique, tandis que l'autre subsiste sous la forme d'alcool, corps incomplètement oxydé ; dans le second cas, au contraire, le carbone de la molécule de sucre est intégralement soumis à la combustion. Conséquemment, la Levure en voie de fermentation ne peut trouver l'énergie nécessaire à l'accomplissement des fonctions de la vie qu'en décomposant une quantité de sucre proportionnellement beaucoup plus grande que la Levure aérobie. La grande activité des décompositions pendant la fermentation est d'ailleurs attestée par un dégagement sensible de chaleur : l'élévation de température peut atteindre en effet 4 degrés, au lieu de $\frac{1}{2}$ ou 1 degré, comme dans la vie aérobie (p. 649).

Application. — Toutes les boissons fermentées naturelles (vin, bière, cidre) doivent leur alcool éthylique, ainsi que leurs traces d'éthers (bouquet), d'aldéhydes et d'alcools supérieurs, au travail des Levures.

Le *moût de raisin*, par exemple, renferme, outre les aliments ordinaires (sels, acides, etc.), une forte proportion de sucre interverti, directement fermentescible sous l'action des Levures elliptique ou apiculée, qui végètent en été sur le raisin ; une certaine acidité est nécessaire à la bonne marche de la vinification. Le lavage des grappes à l'eau retarde et même empêche la fermentation.

Les spores de ces espèces existent en permanence, pendant l'automne et l'hiver, sur les ceps et sur la terre avoisinante, où elles tombent avec le fruit non cueilli, et c'est ensuite le vent ou la pluie qui les transportent à nouveau sur les grappes, au commencement de l'été suivant.

Le *moût de bière* provient de la macération ou de l'infusion du *malt* dans l'eau : le malt représente de l'Orge concassé, préalablement mis en germination dans des caves, pendant quelques jours. Après filtration, la liqueur ambrée, qui renferme plusieurs hydrates de carbone fermentescibles (maltose, issu de la digestion de l'amidon par l'amylase ;

glucose), ainsi que des produits azotés nutritifs (peptones), est aromatisée par une cuisson avec du Houblon, puis soumise dans de grandes cuves à l'action de la Levure de bière. Cette dernière espèce est purement domestique : on ne la connaît pas à l'état spontané.

Levures hautes ; Levures basses. — La *Levure de bière*, dite *haute*, est celle qui fermente activement à la température de 13 à 15°, en montant à la surface du moût, soulevée par le dégagement tumultueux des bulles d'anhydride carbonique qu'elle engendre : cette *fermentation par le haut* donne les bières anglaises et belges.

La *Levure basse*, employée à la fabrication des bières alsaciennes et lorraines, ainsi qu'à celle, plus ancienne, des bières allemandes (Munich), fonctionne, au contraire, à température relativement basse (3-8°), et qui ne doit pas dépasser au plus 9 degrés. Dans ce cas, la fermentation étant modérée et exigeant d'ailleurs un temps à peu près double de la précédente, le liquide s'épuise moins vite en sucres, et la Levure reste au fond du liquide (*fermentation par le bas*).

Tandis que la fermentation haute peut s'effectuer directement en tonneau, même, sans inconvénient, à une température de 20° et jusqu'à 25°, la fabrication de la bière par fermentation basse, beaucoup plus délicate, exige, pour être bien conduite, un outillage perfectionné, destiné à maintenir la température des cuves au degré voulu. On emploie dans ce but, soit directement la glace fabriquée à la brasserie, soit des courants liquides enveloppants, maintenus à basse température par des machines frigorifiques.

Les *Levures à cidre* qui végètent sur les pommes sont aussi, les unes hautes, les autres basses ; avec les premières, la fermentation se fait plus rapidement et on obtient vite un cidre sec ; avec les secondes, le cidre reste plus longtemps doux. Au nombre de ces dernières espèces figure la Levure apiculée (*Saccharomyces apiculatus*), qui donne un des meilleurs produits et qui existe d'ailleurs aussi sur le raisin.

Alcools d'industrie. — Ajoutons que d'énormes quantités d'amidon de Maïs, de fécule de Pomme de terre, etc., préalablement transformées en glucose dans l'industrie par l'acide sulfurique étendu ou par la diastase, sont quotidiennement soumises à l'action des Levures, en vue de la fabrication, sans cesse croissante, des *alcools d'industrie*.

Ces alcools bruts sont toujours riches en produits secondaires de grande toxicité, notamment l'alcool amylique (huile de Pomme de terre), principe stupéfiant, et le furfurol, aldéhyde convulsivante, qui ajoutent leurs effets à l'action paralysante propre de l'alcool éthylique ; on les élimine par distillation fractionnée.

On voit par là que l'alcool d'industrie strictement rectifié, c'est-à-dire réduit à l'alcool éthylique par la distillation fractionnée, puis ramené à 45°, titre moyen des eaux-de-vie, par addition d'eau, serait moins nuisible à une personne adonnée à la boisson que les eaux-de-vie naturelles (cognac) ; car ces dernières contiennent en outre, en petite proportion il est vrai, les impuretés précitées, et même elles leur doivent le bouquet, qui contribue à leur donner leur valeur commerciale.

Généralité du phénomène de la fermentation alcoolique.

— Plusieurs Ascomycètes autres que les Levures (Aspergille....), quelques Moisissures (Mucor à grappe, p. 1148), peuvent se comporter aussi comme ferments alcooliques, lorsqu'ils sont soumis à l'asphyxie dans un milieu nourricier pourvu de sucre. Bien plus, le phénomène se produit aussi, quoiqu'à un moindre degré, chez les plantes ordinaires privées d'air, par exemple chez les Phanérogames (Betterave, fruits), et même chez quelques animaux (Moule,...) (p. 635).

On peut même dire, d'une manière générale, que toute cellule vivante, pourvue d'un hydrate de carbone fermentescible (sucre, glycogène) et renfermant d'ailleurs les autres aliments nécessaires à l'entretien de la vie, est capable, lorsqu'elle est étouffée, de faire fermenter ce sucre alcooliquement, pour peu qu'elle soit douée de résistance à l'asphyxie (p. 635).

Le phénomène de la fermentation alcoolique, qualifié encore parfois de respiration intramoléculaire (p. 632), est donc une manifestation biologique générale, comme la respiration normale, mode ordinaire de création d'énergie ; mais son intensité varie nécessairement avec le degré de résistance des organismes soumis à l'asphyxie. A cet égard, les Levures sont de beaucoup les êtres les mieux doués, tandis que la grande majorité des autres plantes succombent, peu de temps après l'interdiction de l'oxygène libre.

Dans ce dernier cas, la courte période de fermentation correspond à un état pathologique, à une phase critique de la vie.

CONCLUSIONS

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES VÉGÉTAUX

Nature de ces caractères. — Il nous reste maintenant, pour achever cette étude de Morphologie et de Physiologie générales, à rechercher, dans la masse des faits botaniques acquis, les caractères les plus généraux des végétaux et à les comparer, chemin faisant, aux caractères correspondants des animaux, afin de dégager les ressemblances et les dissemblances des deux Règnes d'êtres vivants.

Laissant de côté la Morphologie externe de la plante, qui, en raison même de sa variabilité, n'est pas de nature à donner une caractéristique générale du Règne végétal, considérons successivement les faits qui découlent de l'étude de la *structure* et de la *nutrition*, puis du *mouvement* et de l'*irritabilité*, enfin de la *reproduction* et du *développement*.

1. — Structure. — 1° Cloisonnement du corps. — La structure de la généralité des végétaux est cloisonnée, c'est-à-dire cellulaire, et le degré de différenciation des cellules est, comme l'on sait, étroitement lié à la division du travail physiologique.

Degrés de différenciation. — *a*) La différenciation cellulaire du corps végétatif est pour ainsi dire nulle chez les Thallophytes les plus simples, comme les Bactériacées, les Conjuguées (Spirogyre,...), etc.

Le corps constitue alors une simple colonie homogène de cellules, nutritivement indépendantes les unes des autres, et qui vivraient tout aussi bien isolément que dans l'état d'association. Les Bactériacées, les Levures, etc., prouvent d'ailleurs surabondamment la facilité avec laquelle les éléments de ces organismes homogènes peuvent rompre leurs liens, sans compromettre leur existence. En d'autres termes, les cellules ne sont unies, dans ce cas très simple, que par le lien purement matériel de la continuité.

b) La différenciation est au contraire portée à un très haut degré chez les plantes vasculaires, qui, en effet, offrent tout un ensemble de tissus, adaptés à autant de fonctions spéciales. Mais ici, au simple lien précédent de continuité organique, condition première du progrès, s'ajoute le lien nouveau de la solidarité fonctionnelle, qui fait du corps tout entier une véritable unité biologique, d'ordre évidemment supérieur à celle des tissus, puisqu'elle résulte de leur fusion.

Toutefois, par l'effet d'un remarquable phénomène d'hérédité, il arrive qu'un tronçon organique, lorsqu'il vient à être isolé, soit naturellement, soit par sectionnement, du reste du corps, — ce qui le prive de la contribution qu'apportaient les autres tissus à sa propre nutrition et par suite le menace dans son existence, — affirme son individualité, en produisant les appareils végétatifs qui lui manquent, d'où résulte, par exemple, l'enracinement d'une bouture. C'est donc que, sous l'unité générale du corps, la puissance héréditaire, qui, dans toute cellule, symbolise la plante totale et permet à ses tronçons de régénérer, dans l'isolement, les membres qui leur font défaut, subsiste réellement, à l'état latent, dans les parenchymes. Et si la plante intacte est bien, en fait, une individualité, elle n'en demeure pas moins aussi une colonie de semblables individualités en puissance.

Pareillement, chez divers animaux invertébrés (Hydre, certains Vers,...), le corps est de même susceptible d'être bouturé ; mais déjà la solidarité des tronçons devient absolue dans d'autres groupes (Articulés, Vertébrés,...), et alors, le pouvoir de multiplication végétative est entièrement éteint.

Si la structure cellulaire, différenciée ou non, est générale chez les végétaux, elle est loin d'être absolue. Nombre de Thallophytes, en effet, comme les Algues siphonées et les Champignons oomycètes, ne produisent aucune cloison dans leur corps pendant l'état végétatif ; elles en constituent toutefois, et nécessairement, au moment de leur reproduction, pour isoler les germes des nouveaux individus, et, dans ce sens, il est permis de dire que toute plante est cloisonnée.

2° Contenu actif du corps. — Ce défaut de généralité disparaît, si l'on considère la structure intime du corps, c'est-à-dire, chez les plantes cloisonnées, le contenu cellulaire. Et en effet, toute plante consiste essentiellement en une masse de substance protéique active, de masse très minime par rapport

à la masse totale du corps, et qui est elle-même différenciée, comme l'on sait, en protoplasme ou cytoplasme, et en noyaux.

Ces deux formations vivantes existent pareillement chez les animaux, et leurs propriétés fondamentales, c'est-à-dire celles dont dépend immédiatement l'état de vie, sont aussi les mêmes. Le protoplasme végétal se montre, il est vrai, plus différencié, comme renfermant des leucites ou plastides, corpuscules organisateurs qui manquent aux animaux ; mais cette différence tient seulement au mode d'activité, plus spécialement nutritif, des végétaux (p. 1292).

A cette analogie fondamentale, à la vérité prépondérante, entre les deux Règnes organiques vient s'opposer tout de suite une différence non moins absolue. Tandis, en effet, que la cellule végétale, ou la paroi du corps chez les plantes non cloisonnées, est limitée par une membrane hydrocarbonée, essentiellement cellulosique, qui double la pellicule protoplasmique hyaline périphérique, la cellule animale, elle, n'offre jamais que cette dernière ; et si divers Champignons inférieurs, comme les Myxomycètes, ne produisent pas trace de cellulose autour de leur plasmode adulte, ils en élaborent toujours autour de leurs spores.

La structure intime du corps de l'être vivant donne donc tout à la fois un caractère absolu de ressemblance et un caractère absolu de dissemblance entre les plantes et les animaux. Tous les êtres vivants sont à base de substance protoplasmique et nucléaire, qui vit, s'accroît et se multiplie par le même mécanisme général ; mais, seuls, les végétaux, et sans exception, élaborent une membrane cellulosique, tout au moins à une phase de leur existence.

Et comme cette membrane, déjà consistante par elle-même, acquiert fréquemment une grande dureté, en vue de la protection ou du soutien, par les incrustations ou les transformations qu'elle est appelée à subir, on comprend la souplesse des tissus des animaux, en si grande opposition avec la rigidité du corps des plantes. Et ici encore, cette différence s'explique par la spécialisation du mode de vie (p. 1294).

Les principes durcissants (lignine, silice,...) des membranes végétales, qui acquièrent parfois une si grande épaisseur (sclérenchyme), jouent, chez les plantes, le même rôle mécanique que la substance interstitielle des tissus de protection ou de soutien (squelette,...) dans l'organisme animal.

3° **Solidarité du protoplasme et du noyau.** — Dans l'état normal, le protoplasme cellulaire est toujours accompagné d'un noyau : à elles deux, ces formations vivantes caractérisent l'individualité biologique élémentaire.

Dans le protoplasme siègent notoirement les mouvements. Comme, d'autre part, les principes nutritifs de réserve sont exclusivement localisés en lui, on est porté à considérer aussi le protoplasme comme le siège des phénomènes de nutrition.

On sait que, sans noyau, une masse isolée de protoplasme, projetée par exemple d'un tube pollinique par suite d'éclatement de ce dernier en présence de l'eau, continue à vivre et peut même sécréter une membrane (fig. 22) ; mais elle reste incapable de multiplication, et sa vie est de courte durée. De même, à la suite d'une plasmolyse de filaments de Spirogyre, qui provoque la fragmentation du corps protoplasmique, les globules isolés de protoplasme qui sont dépourvus de noyau ne tardent pas à périr, contrairement à la parcelle qui englobe cet organite. La présence du noyau est donc indispensable à une vie tant soit peu prolongée du protoplasme.

Des faits du même ordre ont été constatés chez les Protozoaires (Stentor,...) par la méthode mérotomique, qui consiste à diviser le corps en une série de tronçons : seul, le fragment nucléé est capable de régénérer entièrement l'individu.

Si, d'autre part, on se rappelle que, lors de la formation des œufs, les noyaux des gamètes jouent un rôle essentiel, le noyau cellulaire apparaîtra comme le véhicule des propriétés héréditaires, comme le siège du pouvoir expansif de l'être.

Cela n'implique nullement que le noyau n'intervienne pas dans l'accomplissement de certaines fonctions d'ordre nutritif. On a vu, en effet (p. 43), que, chez diverses plantes, la portion de membrane contre laquelle se trouve placé le noyau dans une cellule en voie de croissance est aussi celle qui acquiert la plus grande épaisseur ; que l'amidon, bien que sécrété par les leucites, s'accumule fréquemment avec élection autour du noyau, au point de le masquer.

Pareillement encore, dans les Polystomelles (Rhizopodes), soumises à la mérotomie, les parcelles dépourvues de noyau peuvent bien émettre pendant quelque temps des pseudopodes et même englober des corps extérieurs (Infusoires,...) ; mais leur action digestive cesse de s'exercer dans ces conditions, et le protoplasme énucléé n'est plus à même de sécréter de carapace calcifiée.

Il semble bien, d'après ces faits, que le noyau cellulaire, indépendamment de son rôle dans la formation des œufs, intervienne aussi dans certains phénomènes de nutrition, en particulier dans la sécrétion ; et, comme, d'autre part, il est évidemment nourri par le protoplasme, la solidarité entre les deux substances vivantes essentielles du corps n'en est que mieux établie.

La cellule constitue donc bien, en définitive, une individualité, dans laquelle l'activité des deux associés, tout en s'exerçant dans une certaine mesure de manière indépendante, exige pourtant, pour être durable, une réciproque collaboration.

2. — Nutrition. — Les phénomènes fondamentaux de la vie (digestion, assimilation, respiration,...) sont les mêmes chez les plantes et chez les animaux. Toutefois, dès l'abord, la plante apparaît plus particulièrement comme un être organisateur, et l'animal, comme un être décomposant.

1° La plante, être essentiellement organisateur. — Si l'on compare les phénomènes de nutrition dans les deux Règnes, la plante verte, qui est la plante normale, frappe aussitôt par la puissance de son activité synthétique ou organisatrice, nettement attestée par la masse considérable et presque indéfiniment croissante du corps dans les espèces arborescentes, spécialement sous les climats tropicaux.

La plante part, en effet, dans son travail d'assimilation totale, d'un ensemble de corps purement minéraux, dont la composition est fort éloignée de la sienne propre, et, avec le concours de la radiation lumineuse, elle les assemble en principes protoplasmiques, communiquant ainsi la vie à la matière jusque-là inanimée. Elle possède, dans ce but, comme instrument intermédiaire, ce singulier appareil de captation d'énergie solaire qu'est le corpuscule chlorophyllien.

Le travail général de synthèse végétale, dans lequel le carbone entre, comme du reste aussi chez les animaux, pour une part prépondérante, donne lieu surtout, directement ou indirectement, à des composés hydrocarbonés, tels que la cellulose et l'amidon, qui sont caractéristiques des végétaux, puis des sucres, etc., le tout représentant, en puissance, une somme considérable d'énergie solaire emmagasinée. La production de ces composés est liée à d'importantes actions réductrices, portant sur l'anhydride carbonique, sur les nitrates, etc., et

c'est à ces réductions que se rattache le dégagement d'oxygène libre, effectué par les tissus verts à la lumière.

Et cette synthèse dépasse à ce point la consommation d'aliment par la plante, que cette dernière se trouve à même de réaliser d'abondantes réserves, qu'elle accumule dans l'un ou l'autre de ses membres, en vue de développements ultérieurs. L'organisme animal, lui, n'élabore, comme réserves, que le glycogène, de masse relativement minime, et la graisse ; et encore, l'accumulation de corps gras est-elle plutôt un signe de dégénérescence organique qu'une véritable mise en réserve, liée à un emploi nutritif ultérieur, tandis que ce dernier cas se réalise, le plus souvent, pour les réserves oléagineuses des végétaux.

Maintenant, les premières plantes vertes procédaient-elles d'un perfectionnement de plantes primitivement incolores, par l'effet d'une relation harmonique, survenue entre certaines d'entre elles et la radiation solaire, ou bien ces mêmes plantes vertes ont-elles existé dès l'origine et n'ont elles donné lieu aux espèces actuelles dépourvues de chlorophylle (Champignons, Bactériacées,...) que par voie de régression ? Il est permis d'admettre la première alternative, notamment parce que, dans l'évolution actuelle de l'individu, les corps chlorophylliens ne sont tout d'abord représentés que par des ébauches, qui ne se complètent que pendant la période de maturation de la graine, ou même seulement pendant la germination ; et ce n'est réellement qu'à ce moment qu'ils deviennent capables d'assimilation totale. Dans ce cas, la dépression respiratoire qui survient, chez les plantes incolores, lorsqu'elles passent de l'obscurité à la lumière, pourrait bien être le vestige de la faculté originelle d'assimilation totale, faculté qui, chez ces mêmes plantes, s'exerçait plus complètement à l'origine, mais qui est aujourd'hui si épuisée que, loin de fournir à la plante incolore tout le carbone qui lui est nécessaire, celle-ci doit l'emprunter en presque totalité, sous forme déjà organique, aux autres êtres vivants.

A cet égard, l'apparition de la chlorophylle a eu pour effet de conférer aux plantes qui ont su l'acquérir le plein exercice de la fonction assimilatrice, et, du même coup, leur existence est devenue moins précaire.

2° **L'animal, être essentiellement décomposant.** — L'organisme animal, au contraire, loin d'emprunter, comme la

plante verte, l'énergie solaire à l'entretien de son fonctionnement, se distingue par la grande puissance avec laquelle s'exercent en lui les actions décomposantes (oxydations,...), d'où résulte l'émission d'une quantité considérable d'énergie, employée en partie à l'accomplissement des travaux intérieurs, et dégagée en partie à l'état de chaleur.

Or, ce qui motive cette grande intensité des décompositions exothermiques, c'est essentiellement le travail musculaire, et aussi, chez l'Homme, le travail cérébral. Elle entraîne, d'ailleurs, indépendamment de l'excrétion d'anhydride carbonique, une notable élimination de déchets azotés (urée,...), phosphatés, etc. L'excrétion végétale, elle, se borne à l'émission d'anhydride carbonique, ou à l'accumulation de déchets, tous sans azote, dans les espaces intercellulaires (*excrétion interne* d'essences, de résines) ; et encore faut-il remarquer que la plante verte peut réassimiler son anhydride carbonique de respiration, ce qui annule chez elle l'excrétion externe.

Ainsi donc, la plante verte représente par excellence l'être créateur, l'être organisateur, celui qui, par la nature même, toute minérale, de son aliment, se trouve le plus près de la nature inanimée, et qui d'ailleurs ne dépend que d'elle. Cette concentration de l'activité végétale à l'intérieur du corps explique l'immobilité des végétaux, que réalise le squelette cellulosique ; d'autre part, le caractère essentiellement nutritif de cette activité fait comprendre la fixation de la plante au sol, condition d'une bonne absorption des principes alimentaires terrestres, ainsi que du libre épanouissement de la tige feuillée dans l'atmosphère, source première de l'aliment carboné et milieu propagateur de la radiation.

L'organisme animal, au contraire, se montre essentiellement décomposant, parce que l'accomplissement de ses fonctions de relation, en particulier de la locomotion, entraîne une dépense considérable d'énergie, et cette dernière ne lui est fournie qu'en puissance, sous forme d'aliment. Cet aliment est presque exclusivement organique, et par conséquent emprunté à d'autres êtres vivants, ce qui en fait remonter la source première aux plantes vertes. L'aliment des animaux est, on le voit, relativement rapproché, notamment par ses albuminoïdes, de leur propre substance vivante, ce qui simplifie le travail d'assimilation protoplasmique.

3. — Mouvement et irritabilité. — Le mouvement

existe chez les plantes, comme faculté fondamentale du protoplasme, au même titre que chez les animaux, et il se manifeste d'ordinaire nettement à l'intérieur de la cellule (p. 38), par suite même de l'abondance du suc, qui, mieux que dans la cellule animale, isole les mailles du réseau protoplasmique.

Mais une véritable locomotion ne devient possible, sauf exceptions (Bactériacées,.. p. 724), que dans les plantes où le corps protoplasmique se trouve libre de tout revêtement cellulosique (zoospores, Myxomycètes,...) ; car la membrane normale offre, dans presque tous les cas, assez de rigidité pour s'opposer aux déformations du corps. De là l'immobilité extérieure de la plante, si nettement liée, on vient de le voir, à son activité nutritive.

D'autre part, l'irritabilité des végétaux mobiles (p. 749), en particulier de ceux doués du mouvement ciliaire, est des plus nettes, comme l'atteste l'action de la lumière, celle des réactifs chimiques, etc. ; elle peut même acquérir ce degré d'acuité qu'un simple attouchement suffit à provoquer instantanément le mouvement. C'est ainsi que, dans la Sensitive, la mise en jeu de la motricité est corrélative d'une contraction brusque du corps protoplasmique, dans le parenchyme de la moitié inférieure du renflement moteur (p. 741).

Toutefois, on n'observe jamais, chez les plantes, de différenciation, qui soit même un acheminement vers la constitution d'une fibre musculaire, et encore moins d'un appareil excitateur qui rappelle un système nerveux. Et déjà dans les rangs les plus inférieurs de l'échelle animale (Protozoaires,...), l'irritabilité et la contractilité sont plus aiguës que chez les végétaux les mieux doués à cet égard.

Quant aux types zoologiques plus élevés, l'existence de l'appareil musculaire et le développement parallèle du système nerveux rendent l'animal éminemment apte à extérioriser son énergie. L'appareil sensoriel, en permettant à l'animal de capter les vibrations ambiantes, comme la chlorophylle fixe la radiation lumineuse, lui a conféré, par là même, le pouvoir de métamorphoser les impressions sensorielles en excitations motrices ; mieux encore, dans les rangs les plus élevés, l'élaboration intime de ces impressions, sorte d'assimilation cérébrale, comparable, dans l'ordre idéal, à l'assimilation protoplasmique dans l'ordre matériel, a constitué une source de pensée et de volonté. Si donc la plante réalise essentiellement l'être à vie intérieure, l'animal se présente avant tout

comme un organisme de relation, extériorisant l'énergie qu'il engendre. Mais la vie animale tout entière, comme du reste la vie des plantes sans chlorophylle, reste subordonnée à celle des plantes vertes ; car toute nourriture organique a sa source première dans la cellule chlorophyllienne.

Les plantes vertes, à leur tour, vivent dans le lien, il est vrai beaucoup plus lointain, mais non moins nécessaire, de la radiation solaire, qui forme comme le trait d'union entre la vie terrestre et les mondes cosmiques. Aussi bien, l'énergie solaire représente-t-elle, en définitive, la source conservatrice de la vie végétale, et par suite animale, sur le globe.

4. — **Reproduction et développement.** — Comme le corps des animaux, celui des plantes procède d'une cellule originelle unique ; mais la nature et le mode de développement de cette cellule offrent une variété beaucoup plus grande chez les plantes que chez les animaux.

1° **Spores.** — Le cas le plus simple, et vraisemblablement le mode primitif, est celui où la plante se borne à différencier et à dissocier de simples cellules reproductrices neutres, les spores, qui, en germant, se développent directement en un nouveau corps adulte ; ce dernier se trouve être ainsi continu, tout d'une venue (fig. 1699, I).

Les spores n'existent que chez les Thallophytes. Toutefois, les propagules des Muscinées, les bulbilles et autres boutures peuvent y être rattachées, comme étant douées du développement direct, ces formations représentant en quelque manière des spores cloisonnées.

Chez les animaux, il n'existe pas d'exemple de reproduction par spores, si l'on fait exception de quelques Protozoaires, voisins des Amibes, comme les Hématozoaires, qui vivent en parasites dans les globules rouges de l'Homme, où ils engendrent la fièvre paludéenne, et de divers animaux : chez ces organismes, en effet, le corps, au moment de la reproduction, se subdivise en un certain nombre de corpuscules arrondis, dits sporozoïtes, qui reconstituent ensuite, par simple accroissement, autant d'individus adultes, à la manière des spores végétales.

2° **Œufs.** — Au-dessus de la reproduction par spores vient la reproduction par œufs, mode supérieur, en effet, au précé-

dent, en ce qu'il suppose la différenciation préalable de deux sortes de cellules génératrices, les gamètes, doués de propriétés inverses, et en tous cas assez éloignées de celles de la cellule fondamentale neutre pour que leur développement individuel soit devenu impossible. Seul, en effet, l'œuf, produit de la fusion de deux gamètes, est doué du pouvoir expansif, et, par suite, capable d'évolution.

Il s'agit ici de l'œuf normal, et non de cet autre œuf qu'est la cellule mère de l'albumen, ébauche d'un petit organisme de réserve, mis spécialement à la disposition de l'embryon des Phanérogames angiospermes, et qu'effectivement ce dernier digère, dès les premières phases de son développement.

En ce qui concerne les propriétés plus spécialement génératrices du noyau (p. 1291), elles semblent évidentes chez les plantes, à en juger par la marche même des phénomènes précurseurs de la formation des œufs. Il est vrai que, chez les animaux inférieurs (Oursins,...), des portions d'ovules, dépourvues de noyau et réduites par conséquent à la substance protoplasmique, sont capables, une fois fécondées par des gamètes mâles, de se développer en larves complètes ; ce qui tendrait à prouver qu'une fusion de noyaux n'est pas nécessaire, que les propriétés évolutives sont entièrement renfermées dans le gamète mâle, et conséquemment que l'oosphère, dont le noyau serait purement végétatif, n'interviendrait normalement que par ses réserves alimentaires.

Mais de semblables observations sont encore isolées, et l'on ignore jusqu'où peut aller un pareil développement, en somme parthénogénétique.

En nous limitant ici aux observations nombreuses concernant les plantes les plus diverses, nous constatons que partout, chez les Phanérogames comme chez les Cryptogames, le noyau est de beaucoup l'élément prédominant des anthérozoïdes, qu'il est toujours aussi très net dans l'oosphère, cellule plus volumineuse, parce qu'elle se charge de réserves nutritives (fig. 1496), et que la formation de l'œuf résulte en grande partie de la fusion des noyaux des deux gamètes.

Même, dans certains cas (Péronosporées, Vauchérie), l'oosphère, qui renferme primitivement de nombreux noyaux, les rejette tous de sa substance, à l'exception d'un seul, qui est le noyau femelle ; car, là encore, il y a fusion de ce dernier avec le noyau de l'anthérozoïde (fig. 1497, V).

Mais remarquons que le protoplasme est, lui aussi, repré-

senté dans les anthérozoïdes vrais (fig. 1389) par les cils vibratiles, ainsi que par la portion du corps (*a*), qui leur donne insertion, et, dans les gamètes mâles non ciliés des Phanérogames, par une couche enveloppante plus ou moins complète (fig. 1119, III, *a*), qui subsiste jusqu'au moment de la fusion avec l'oosphère.

Manifestement, donc, chez les plantes, le protoplasme intervient, comme le noyau, dans le phénomène de la reproduction ; mais, selon toute apparence, la part du noyau dans l'hérédité est prépondérante.

Isogamie et hétérogamie. — La formation de l'œuf chez les plantes comporte, on le sait, deux degrés principaux.

Ou bien, les gamètes sont extérieurement semblables (*isogamie*), et alors, tantôt immobiles, sauf au moment de leur fusion, où ils deviennent amiboïdes (fig. 1482, *i*), tantôt mobiles ; ou bien, par une différenciation plus profonde, l'un des gamètes, plus volumineux et chargé de réserves, et dit alors oosphère, reste immobile, tandis que l'autre, dit anthérozoïde, est seul doué de mouvement, ordinairement ciliaire, et va s'unir au précédent pour former l'œuf (*hétérogamie*).

Dans ce dernier cas, très rare chez les Champignons (p. 1161), mais fréquent chez les Algues, et tout à fait général chez les Muscinées et les plantes vasculaires, il y a sexualité, en entendant par là une distinction extérieure des gamètes ; car, même dans l'isogamie, il y a une différenciation intime.

Une simplification de l'hétérogamie, telle qu'elle vient d'être définie, résulte de ce que l'anthéridie ne différencie pas d'anthérozoïdes, mais vient s'appliquer directement sur l'oogone, pour transmettre tout aussitôt à l'oosphère une partie de son contenu (Péronosporées, p. 1155). Toutefois, dans ce cas, ce n'est qu'un des nombreux noyaux de l'anthéridie, homologue d'un anthérozoïde, qui passe dans l'oosphère et s'y fusionne à l'unique noyau femelle (fig. 1562), ce qui ramène, en somme, à l'hétérogamie ordinaire.

Chez les animaux, c'est en quelque sorte uniquement par hétérogamie avec anthérozoïdes que prennent naissance les œufs ; tout au plus y a-t-il lieu de faire exception pour quelques Protozoaires (Noctiluque, Grégarine,...), où l'ébauche d'un nouvel organisme naît de la fusion de deux individus adultes anciens, tantôt égaux (*isogamie* : Noctiluque), tantôt de taille différente (*hétérogamie* : Vorticelle).

3° **Développement des œufs.** — 1° *Développement indirect des végétaux.* — Les œufs des végétaux se développent le plus ordinairement suivant le mode indirect, c'est-à-dire que le corps total est formé de deux tronçons, reliés par ces boutures spéciales, dites spores de passage ou *diodes*. L'œuf se borne à produire un tronçon végétatif diodogène ou *diodophyte*, et les diodes qu'émet ce dernier s'accroissent ensuite en autant de nouveaux tronçons sexués, qui, par analogie, peuvent être qualifiés d'*oophytes*.

Le développement indirect existe chez de nombreuses Algues (Floridées, Œdogoniées), chez divers Champignons (Oomycètes et certains Ascomycètes), enfin, sans exception, chez toutes les Muscinées et toutes les plantes vasculaires.

Seulement, tandis que les Thallophytes diodées, les Muscinées, ainsi que certaines Cryptogames vasculaires (Fougères,...), ne produisent qu'une seule sorte de diodes (*plantes isodiodées*) et que leurs prothalles sont ordinairement monoïques, chez toutes les plantes plus élevées, il y a différenciation de diodes de deux sortes (*plantes hétérodiodées*), les microdiodes n'ayant d'autre destinée que d'engendrer les anthérozoïdes et étant par là même éphémères, tandis que les macrodiodes produisent les oosphères, et par suite les nouveaux tronçons diodogènes.

Remarquons que, dans toutes les plantes diodées, sauf les Phanérogames, c'est la diode qui est à la base du corps total (fig. 1699, III, *f*), c'est-à-dire que ce dernier, dans une Fougère par exemple, comprend successivement le tronçon sexué ou prothalle (*oophyte*) et le tronçon végétatif ou plante adulte (*diodophyte*), placés bout à bout.

Chez les Phanérogames, au contraire, la macrodiode ou cellule mère d'endosperme reste incluse, à l'extrémité du tronçon végétatif ou plante adulte, dans le macrodiodange ou nucelle, tandis que seules, et nécessairement, les microdiodes ou grains de pollen sont mises en liberté. Il résulte de là que le tronçon sexué ou endosperme (fig. 1699, V, *g*), d'ailleurs très court, est, lui aussi, sessile sur la plante adulte, ainsi que l'embryon (*i*), issu de l'œuf (*h*), jusqu'au moment de la maturité de la graine (*k*). Après quoi seulement commence un nouveau développement indépendant (*i'*). En d'autres termes, la plante phanérogame totale, considérée comme plante libre, et non pas d'œuf à œuf, présente la portion initiale de son diodophyte ou tronçon végétatif à l'extrémité supérieure du

corps, et la portion terminale, de beaucoup prépondérante, à l'extrémité inférieure, les deux bouts de ce tronçon se trouvant simplement séparés par le prothalle ou endosperme, c'est-à-dire par un oophyte sessile et rudimentaire.

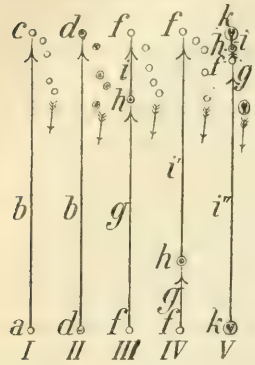


Fig. 1699. — Types de développement chez les végétaux. — I, développement direct par spores ; *a*, spore ; *b*, plante complète ; *c*, spores nouvelles. — II, développement direct par œufs (Spirogyre) ; *d*, œuf ; *b*, plante complète ; *d* (en haut), nouveaux œufs. — III-IV, développement indirect : III, Floridée, Ascomycète ou Hépatique ; *f*, diode ; *g*, tronçon sexué, prépondérant ; *h*, œuf ; *i*, tronçon diodogène court ; *f*, nouvelles diodes ; IV, Mousse ou Fougère ; le tronçon sexué ou prothalle (*g*) est relativement court. — V, Phanérogames ; *f*, macrodiode ; *g*, tronçon sexué très court (endosperme) ; *h*, œuf ; *i*, début du tronçon diodogène, interrompu momentanément en *k*, graine ; *ki''* (en bas), suite du tronçon diodogène ou plante adulte.

Valeur relative des deux tronçons. — Quant au développement relatif des deux tronçons du corps, le diodophyte et l'oophyte, il varie avec le rang occupé par la plante dans la série végétale. La comparaison de ces tronçons dans la série végétale montre qu'à partir des Thallophytes douées du développement indirect, l'oophyte, d'abord prépondérant, a subi dans le temps une évolution régressive, jusqu'à devenir rudimentaire chez les Angiospermes, tandis que le diodophyte, d'abord rudimentaire, n'a été qu'en s'accroissant, au point de former presque à lui seul le corps total des Phanérogames.

Le tronçon diodogène, court chez les Floridées et autres Thallophytes, ainsi que chez les Hépatiques (fig. 1699, III, *i*), s'accroît déjà notablement chez les Mousses ; il devient prépondérant chez toutes les Cryptogames vasculaires (IV, *i'*), et, à plus forte raison, chez les Phanérogames (V, *ii''*). Le diodogone d'une Thallophyte est donc, en puissance, ce que l'on nomme plante adulte chez une Phanérogame.

Au contraire, le tronçon sexué, prépondérant chez les Thallophytes et chez les Hépatiques, où il constitue la plante adulte (III, *g*), va en se réduisant chez les Mousses et chez les Cryptogames vasculaires, en particulier chez les Hétérodiodées ; et, en effet, chez ces dernières, il se développe à peine hors de la macrodiode (fig. 1395). Enfin, chez les Phanéro-

games, ce même tronçon sexué forme l'endosperme, sessile, comme la macrodiode, sur le tronçon végétatif (fig. 1699, V, *g*) : chez les Gymnospermes, il différencie encore des archégones ; mais, chez les Angiospermes, par un raccourcissement dernier, l'endosperme se réduit à sept cellules, dont une devient directement l'oosphère.

La dénomination de *plante adulte* n'a, on le voit, aucune valeur générale, puisqu'elle s'applique, tantôt au tronçon sexué, tantôt au tronçon végétatif, c'est-à-dire à des formations qui ne sont pas comparables, mais seulement complémentaires.

2° *Développement direct.* — Par exception, quelques Thallophytes, comme les Conjuguées (Spirogyre,...), les Fucacées (Fucus,...), produisent des œufs à développement direct (fig. 1699, II).

Or, ce mode simple de développement des œufs devient au contraire la règle chez les animaux.

Toutefois, quelques Protozoaires offrent une ébauche du développement indirect. Ainsi, lorsque deux Noctiluques se sont fusionnés, le produit de la fusion, sorte d'œuf, né par isogamie, se subdivise, par bipartition répétée du noyau et fragmentation du protoplasme, en un grand nombre de corpuscules réniformes, pourvus, comme l'animal adulte, d'un cil ou flagellum, et destinés à s'accroître en autant de nouveaux individus. L'œuf germe donc ici en un zoodiodange, comme celui des Œdogoniées.

On peut rattacher aussi au développement indirect le cas des organismes à génération dite alternante, comme certains Tuniciers (Salpes,...), chez lesquels les individus solitaires, issus d'œufs, produisent asexuellement, par simple bourgeonnement, des colonies spéciales d'individus (Salpes agrégées), qui seuls engendrent de nouveaux œufs.

Pareillement, l'œuf des Cestodes (Ténia,...) se développe en un organisme transitoire purement végétatif, le cysticerque, qui, par bourgeonnement local, donne naissance à un ou plusieurs nouveaux individus adultes sexués.

Mais, ce sont là des cas exceptionnels chez les animaux.

4° **Mécanisme de la formation des œufs.** — Rappelons enfin qu'indépendamment de la fusion de deux protoplasmes et de deux paires de centrosomes, ou tout au moins de l'apport

d'un centrosome par l'élément mâle, comme c'est le cas pour les plantes cryptogames (fig. 1388), pour le Cycas et le Ginkgo (fig. 1131), il y a aussi union de deux noyaux, pourvus chacun du même nombre n de chromosomes (12 dans le Lis).

Le noyau de l'œuf conserve ensuite ses $2n$ chromosomes dans tout le tronçon végétatif ou diodophyte (tige feuillée des plantes vasculaires, diodogone des Mousses), pour se réduire de nouveau à n, lors de la différenciation des diodes, c'est-à-dire, chez les Phanérogames, dans les cellules mères des microdiodes ou grains de pollen et dans les cellules mères des macrodiodes, génératrices de l'endosperme ou prothalle femelle.

Au contraire, le développement de l'œuf des animaux étant en règle générale direct, toutes les cellules du corps renferment le même nombre de chromosomes, et, ici encore, ce nombre est double de celui des noyaux originels mâle et femelle, comme dans les cellules du tronçon diodogène végétal.

Maintenant, comment s'est effectué, dans le temps, le passage des plantes simplement sporées à celles qui élaborent en outre, ou exclusivement, des œufs et des diodes ?

Sont-ce des plantes, primitivement pourvues seulement d'œufs à développement direct, qui ont différencié plus tard, au cours de leur développement individuel, les diodes intercalaires, destinées à produire de nouveaux œufs ; ou bien, les diodes sont-elles antérieures aux œufs, comme semblerait l'indiquer leur présence à la base du corps total chez toutes les Cryptogames ; ou encore, dernière alternative, sont-ce des plantes d'abord uniquement sporées, qui ont plus tard différencié des œufs et dont les spores seraient, du même coup, devenues des diodes ?

La coexistence de spores, de diodes et d'œufs chez diverses Thallophytes, et les caractères distincts des spores ou conidies et des diodes, par exemple chez les Ascomycètes sexués, sont favorables aux deux premières alternatives.

Il est vrai que, chez les Fougères, le tronçon normalement sexué ou prothalle reste parfois purement végétatif et donne naissance directement, par un simple bourgeonnement, à un nouveau tronçon diodogène, qui, en fait, devient alors sporogène, puisqu'il n'y a plus intercalation d'œufs. Il en est de même pour la généralité des Ascomycètes, où le développement du périthèce est direct, ce dernier renfermant par suite

des ascospores (p. 1190), tandis que quelques genres de cet ordre intercalent des œufs et produisent en conséquence de véritables ascodiodes (p. 1188).

Des cas du genre de celui des Ascomycètes non sexués peuvent tout naturellement porter à considérer la diode, et non l'œuf, comme l'élément reproducteur premier des plantes à développement indirect. Quant au développement direct qui s'effectue exceptionnellement chez les Fougères, il est probable qu'il ne faut y voir qu'une simple manifestation du pouvoir héréditaire, grâce auquel l'être tout entier existe en puissance, à l'état latent, dans chacun de ses éléments.

CONCLUSION

Unité de la nature vivante. — Tout ce qui précède nous conduit, en définitive, à cette double conclusion :

1° Que le Règne végétal représente une unité, et conséquemment que la structure et les propriétés des plantes ne peuvent différer, aux divers échelons, que par degrés ;

2° Que la vie végétale et la vie animale sont fondamentalement les mêmes, avec pourtant cette différence, purement quantitative, que la plante s'est surtout spécialisée dans le travail d'organisation de la matière minérale, tandis que l'animal est devenu avant tout un être de relation, conséquemment décomposant.

Et par suite même du caractère plus spécialement et plus directement synthétique du corps de la plante verte, le Règne végétal se trouve constituer, dans la Nature, le lien entre le Monde inanimé, tant pondérable qu'immatériel ou radiant, et le Règne animal, et il représente en fait, la condition de la permanence de la vie animale et humaine sur la Terre. Mais, comme les plantes vertes, à leur tour, ne subsistent évidemment que grâce à l'énergie lumineuse qu'elles absorbent, c'est en définitive la radiation solaire qui constitue la source conservatrice, la plus lointaine que nous puissions discerner, de la vie terrestre tout entière.

FIN

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

Définition de la science des plantes 1
Subdivisions du règne végétal; caractères des embranchements 3
Spores, diodes et œufs. 4
Plan de l'ouvrage. 10

PREMIÈRE PARTIE

STRUCTURE, PROPRIÉTÉS ET PRODUITS DU CORPS EN GÉNÉRAL

Structure cellulaire et non cellulaire. 11

SECTION I

CHAPITRE PREMIER. — Structure de la cellule

Eléments de la cellule végétale 13
Composition chimique de la cellule 19
Structure, propriétés et modifications de la membrane. . 23
Communications protoplasmiques. 34

CHAPITRE II. — Propriétés de la substance vivante

Nutrition du protoplasme. . . 36
Mouvements du protoplasme . 38
Irritabilité et évolution 41
Propriétés du noyau 43
Conditions nécessaires à la manifestation de la vie 44

CHAPITRE III. — Formation des cellules et types de structure du corps.

Multiplication cellulaire . . . 46
Division du noyau 47
Structure cellulaire associée . 50
Structure cellulaire dissociée . 51
Structure continue 52
Avantages de la structure cellulaire. 53

CHAPITRE IV. — Origine de la vie

Pas de génération spontanée 55
Evolution et origine première des plantes. 56

SECTION II

CHAPITRE PREMIER. — Produits cellulaires azotés

1° *Leucites ou plastides.* — Chloroleucites 59
Chlorophylle. 64
Propriétés de la chlorophylle 65
Chromoleucites et pigments dissous 68
Origine et multiplication des chloroleucites 72

Conditions du développement de la chlorophylle . 76
Leucites incolores 79

2° *Produits azotés.* — Grains d'aleurone 80
Cristalloïdes 85
Albuminoïdes dissous. . . . 87
Diastases. 89
Peptones ; amides 96
Alcaloïdes 99

CHAPITRE II. — PRODUITS TERNAIRES

Classification des produits ternaires 103

1° *Hydrates de carbone.* — Amidon, amylodextrine, dextrine. 105
Digestion de l'amidon . . . 113
Paramylon ; amyloïde. . . . 116
Inuline. 117
Glycogène 119
Sucres. 120
Mannite ; inosite 123
Glucosides ; tanins 124
Cellulose. 128
Principes pectiques 129
Gommes ; leur développement 131
Mucilages ; leur développement. 134

2° *Corps gras.* — Propriétés. . 138
Digestion des corps gras . . 142

3° *Acides organiques.* — Acide oxalique. 143
Acide malique.. 149
Acide citrique, formique . . 151
Rôle des acides organiques. 152

CHAPITRE III. — ESSENCES ET RÉSINES

Essences ; leur origine. . . . 153
Résines et oléorésines 156

CHAPITRE IV. — SELS MINÉRAUX

Etat des sels dans la cellule . 157
Caractères microchimiques de quelques sels. 158
Rôle des sels minéraux. . . . 160

CHAPITRE V. — CORPS SIMPLES ÉLABORÉS PAR LA PLANTE

Oxygène, soufre 162
Formes diverses d'un seul et même élément. 163

DEUXIÈME PARTIE

LES TISSUS

Tissus normaux. 165
Tissus par association 167
Classification des tissus normaux 168
Méristèmes. 170
Parenchyme chlorophyllien. . 171
Parenchyme incolore 172
Tissu cutineux ; épiderme ; poils. 173
Tissu subéreux ; liège 178
Tissu scléreux 180
Collenchyme. 181
Tissu gélifié 182
Stomates. 184
Stomates aérifères et aquifères 187
Tissu absorbant 189
Tissu sécréteur. 190
Articles sécréteurs ; tubes laticifères 200
Tissu criblé 202
Sclérenchyme ; fibres. 209
Tissu vasculaire 213
Conséquences de la lignification 218
Thylles. 219

TROISIÈME PARTIE

LA STRUCTURE DES MEMBRES

CHAPITRE PREMIER. — LA RACINE

Parties d'une racine terminale 222
Racines latérales. 225
Régions superficielles d'une racine. 227

Concrescence des racines. . . 230
Structure primaire de la racine 233
Développement de la structure primaire. 241
Initiales des Phanérogames . . 242
Initiales des Cryptogames. . . 244
Origine de l'assise pilifère . . 246
Origine des radicelles. 247

CHAPITRE II. — LA TIGE

Partie de la tige aérienne . . 253
Rhizomes 254
Ramification de la tige. . . . 256
Sympode. 258
Tubérisation de la tige 261
Dimension et durée de la tige. 262
Structure primaire de la tige . 265
Passage de la tige à la racine 273
Course des faisceaux 278
Tige des Monocotylédones. . . 283
Polystélie 285
Développement de la structure primaire. 287
Initiales des Cryptogames . . 288
Initiales des Phanérogames. . 289
Origine des bourgeons axillaires 291
Origine des racines latérales . 292

CHAPITRE III. — LA FEUILLE

Parties de la feuille. 294
Nervation du limbe 296
Ramification de la feuille. . . 299
Feuilles stipulées. 301
Phyllotaxie ; divergences foliaires 302
Bourgeons ; préfoliation . . . 307
Polymorphisme physiologique de la feuille 312
Polymorphisme ancestral. . . 314
Structure primaire de la feuille 316
Origine de la structure primaire 330
Origine des faisceaux des stipules 333
Subordination de la feuille à la tige : phyton. 334

CHAPITRE IV. — STRUCTURE SECONDAIRE DE LA PLANTE

Formations secondaires dans la tige 337
Périderme 339
Pachyte 344
Structure du bois secondaire . 346
Age des arbres 347
Structure du liber secondaire . 350
Anomalies de structure de la tige 354
Formations secondaires de la racine. 360
Distinction de la racine et de la tige âgées 362
Formations secondaires de la feuille 364
Mécanisme de la chute des feuilles. 366
Application de l'anatomie à la classification. 368

CHAPITRE V. — INFLUENCE DU MILIEU SUR LA PLANTE

Modifications de la racine . . 374
Modifications de la tige. . . . 380
Modifications de la feuille . . 382
Caractères des plantes alpines 388
Plantes arctiques et plantes alpines. 392
Influence de l'humidité, de l'ombre 393

QUATRIÈME PARTIE

CROISSANCE DE LA PLANTE

SECTION I

CHAPITRE PREMIER. — CROISSANCE DE LA CELLULE

Causes prochaines de la croissance : turgescence ; imbibition 397
Croissance de la membrane ; divers modes d'épaississement. 402
Valeur de la turgescence ; plasmolyse. 406
Tensions de la tige, de la racine et de la feuille 410

CHAPITRE II. — CROISSANCE DES MEMBRES

Croissance en longueur . . . 413
Croissance transversale. . . . 418
Auxanomètre. 420

SECTION II

CHAPITRE PREMIER. — Influence de la nature de la plante sur la croissance.

Nutation révolutive 423
Epinastie et hyponastie. . . . 425

CHAPITRE II. — Influence de la pesanteur sur la croissance

Géotactisme et géotropisme de la racine. 428
Géotactisme et géotropisme de la tige. 433
Géotropisme de la feuille. . . 436
Orthotropie et plagiotropie . . 437

CHAPITRE III. — Influence de la radiation sur la croissance

Influence de la lumière. . . . 439
Phototropisme positif et négatif. 441
Combinaison du phototropisme et du géotropisme 447
Influence de la chaleur. . . . 450

CHAPITRE IV. — Influence de la pression de l'oxygène sur la croissance.

Influence des pressions inférieures à une atmosphère. . 452
Influence des pressions supérieures. 453

CHAPITRE V. — Influence de l'humidité sur la croissance

Action accélératrice sur la racine, la tige et la feuille . . 455
Courbures hydrotropiques. . . 457

CHAPITRE VI. — Influence du contact des solides sur la croissance.

Vrilles; leur enroulement. . . 458
Influence de la température. . 462

SECTION III

MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE DE LA PLANTE

Bouturage 466
Marcottage. 468
Greffe. 468
Phytodèmes 472

CINQUIÈME PARTIE

NUTRITION DES VÉGÉTAUX

Classification des fonctions de nutrition. 473

CHAPITRE PREMIER. — Digestion de l'aliment

Composition de l'aliment . . . 476
Solutions nutritives. 478
Aliments du sol végétal. . . . 486
Engrais agricoles 489
Origine des engrais. 494
Réserves nutritives. 497
Digestion extérieure 503
Plantes carnivores 506
Digestion intracellulaire . . . 510

CHAPITRE II. — Absorption de l'aliment

Marche générale de l'absorption 512
Diffusion des gaz. 518
Absorption radiculaire 519
Assolements 523
Absorption des liquides par les feuilles 525

CHAPITRE III. — Circulation de l'aliment

Sève ascendante 528
Mécanisme de l'ascension. . . 534
Sève élaborée 539
Mécanisme de la circulation. . 543

CHAPITRE IV. — Transpiration et sudation

Transpiration 545
Rôle des stomates 549
Sudation 558

Sudation nectarifère ; nectaires 562
Feuilles ascidiées. 566

CHAPITRE V. — ASSIMILATION DE L'ALIMENT

Assimilation chlorophyllienne et assimilation protoplasmique 567
Assimilation chlorophyllienne. 568
Méthode d'analyse des gaz . . 570
Assimilation chlorophyllienne totale 583
Production d'amidon. 587
Théorie de l'assimilation chlorophyllienne. 590
Assimilation des nitrates et des sels ammoniacaux 595
Assimilation protoplasmique . 598
Assimilation de l'azote libre. . 601
Bactéroïdes ; diverses espèces . 602

CHAPITRE VI. — RESPIRATION

Respiration normale 612
Volumes gazeux échangés . . 615
Rôle des hydrates de carbone et des corps gras 625
Respiration de la racine . . . 626
Echanges gazeux chez les plantes aquatiques. 629
Vie asphyxique 632
Asphyxie d'une plante pourvue d'hydrates de carbone . . . 635

CHAPITRE VII. — CHALEUR VÉGÉTALE

Intensité de la calorification . 638
Origine et rôle de la chaleur végétale 646

CHAPITRE VIII. — SÉCRÉTION

Catégories physiologiques de produits de sécrétion. . . . 650
La cellule normale comme cellule sécrétrice 655

CHAPITRE IX. — RÉPARTITION DES FONCTIONS DE NUTRITION.

Fonctions de nutrition générales. 657
Fonctions plus spéciales à chaque membre 658

SIXIÈME PARTIE

ASSOCIATIONS VÉGÉTALES. — SYMBIOSE

CHAPITRE PREMIER. — PARASITISME : MALADIES DES PLANTES

Degrés du parasitisme 661
Parasites phanérogamiques. . 664
Champignons parasites. . . . 672
Algues parasites 688
Animaux parasites des plantes. 691
Effets du parasitisme. 692

CHAPITRE II. — SYMBIOSE

Lichens ; leur nature ; leur synthèse. 699
Symbiose d'Algues et d'animaux 708
Mycorhizes. 709
Symbiose de Bactériacées et de racines. 711
Ferments symbiotes.. 712

CHAPITRE III. — DISSOCIATION

Multiplication végétative. . . 714

SEPTIÈME PARTIE

LE MOUVEMENT

CHAPITRE PREMIER.
LE MOUVEMENT PROPREMENT DIT

Mouvement intracellulaire . . 716
Mouvement de locomotion . . 717
Locomotion de plantes à membranes cellulosiques 723
Mouvements des feuilles et des fleurs 728
Mouvements dus à la croissance 746
Mouvements dus à l'imbibition 746

CHAPITRE II. — IRRITABILITÉ

Divers excitants. 750
L'action réflexe chez les plantes. 756

HUITIÈME PARTIE

REPRODUCTION ET DÉVELOPPEMENT

Reproduction par dissociation et par œufs. 757
Appareil reproducteur des phanérogames. 762

SECTION I

CHAPITRE PREMIER. — Conformation de la fleur

Parties de la fleur. 765
Inflorescences. 772
Epanouissement de la fleur. . 780

CHAPITRE II. — Le périanthe

Morphologie externe 785
Structure du périanthe et du pédicelle. 793
Rôle du périanthe 795

CHAPITRE III. — L'androcée

Morphologie externe des étamines 796
Origine des étamines 800
Déhiscence des étamines . . 807
Pollen 809
Structure des étamines. . . . 810

CHAPITRE IV. — Gynécée

Morphologie externe du pistil. 812
Pistils angiospermes et gymnospermes. 815
Ovules. 824
Structure du pistil 829

CHAPITRE V. — Nature foliaire de la fleur

Métamorphoses florales. . . . 834
Transformation progressive . 836
Transformation régressive ; doublement des fleurs . . . 837

CHAPITRE VI. — Diagrammes floraux

Mode de figuration. 841
Symétrie générale de la fleur. 843

SECTION II

CHAPITRE PREMIER. — Structure de l'anthère et développement du pollen.

Développement des sacs polliniques. 845
Structure de l'anthère mûre. . 850
Déhiscence de l'anthère. . . . 853
Pollen ; sa germination. . . . 856

CHAPITRE II. — Structure de l'ovule et développement du sac embryonnaire.

Ovule des Angiospermes . . . 865
Structure du nucelle mûr. . . 874
Ovule des Gymnospermes. . . 877
Cellules mères d'endosperme des Innucellées et des Inovulées 881
Homologie du sac pollinique et du nucelle. 884

CHAPITRE III. — Formation de l'œuf

Pollinisation 887
Germination du pollen sur le stigmate 897
Formation de l'œuf ou fécondation. 907
Chalazodie. 913

SECTION III

LE FRUIT

CHAPITRE PREMIER. — La graine

Développement de l'ovule en graine. 917
Embryon. 918
Suspenseur. 919
Albumen. 923

Téguments et funicule 929
Morphologie de la graine. . . 932
Structure de la graine 943
Réserves nutritives. 949
Vie de la graine mûre 956
Conditions de la germination. 958
Phénomènes morphologiques de la germination 966
Phénomènes physiologiques. . 976
Marche du développement des plantes annuelles. 988

CHAPITRE II. — FRUIT PROPREMENT DIT

Morphologie externe du fruit. 993
Structure du fruit 1007
Déhiscence 1011

NEUVIÈME PARTIE

STRUCTURE ET DÉVELOPPEMENT DES PLANTES CRYPTOGAMES

SECTION I

CRYPTOGAMES VASCULAIRES

CHAPITRE PREMIER. — FILICINÉES

Conformation externe des Fougères 1021
Structure des Fougères . . . 1024
Reproduction et développement 1031
Ophioglossées. 1040
Marattiacées 1043
Hydroptéridées. 1044

CHAPITRE II. — EQUISÉTINÉES

Conformation des Prêles. . . 1050
Structure 1052
Reproduction et développement 1055

CHAPITRE III. — LYCOPODINÉES

Lycopode. 1059
Sélaginelle 1062
Isoète. 1065
Homologie des Cryptogames vasculaires et des Phanérogames 1066

SECTION II

MUSCINÉES

CHAPITRE PREMIER. — MOUSSES

Conformation externe des Mousses. 1072
Structure 1075
Reproduction et développement. 1079

CHAPITRE II. — HÉPATIQUES

Conformation et structure. . 1091
Reproduction. 1092
Homologie des Muscinées et des Cryptogames vasculaires. 1095

SECTION III

THALLOPHYTES

CHAPITRE PREMIER. — LES ALGUES EN GÉNÉRAL

Conformation du thalle . . . 1100
Structure des Algues. 1104
Reproduction et développement 1106
Reproduction par spores (Bactériacées) 1109
Reproduction par œufs (Spirogyre ; Fucus 1111
Reproduction par zoospores et par œufs (Hydrodicte, Œdogone, Vauchérie) . . . 1119
Reproduction par spores immobiles et par œufs (Floridées) 1132
Homologie des Floridées et des Muscinées. 1136

CHAPITRE II. — Les champignons

Conformation externe 1137
Structure 1140
Nutrition 1142
Reproduction 1143
Myxomycètes 1145
Oomycètes : Mucorinées . . . 1146
Péronosporées. 1155
Monoblépharidées 1161
Basidiomycètes 1161
Principales familles 1167
Urédinées. 1171
Ustilaginées. 1179
Ascomycètes 1181
Principales familles 1184
Lichens ; Périsporiacées . . . 1185
Pyrénomycètes 1190

CHAPITRE III. — Les Bactériacées

Morphologie externe. 1196
Structure 1197
Motilité ; multiplication . . . 1200
Reproduction 1201
Stérilisation. 1203
Propriétés des Bactériacées . 1207
Influence du milieu sur les Bactériacées. 1210
Place des Bactériacées dans la classification. 1215
Culture des Bactériacées. . . 1217

CHAPITRE IV. — Bactériacées pathogènes

Toxines bactériennes 1223
Atténuation des virus ; vaccins. 1224
Maladies contagieuses. . . . 1234
Charbon. 1234
Vaccination anticharbonneuse 1236
Rage 1239
Vaccination antirabique . . . 1241
Diphtérie 1244
Vaccination antidiphtérique. 1245

DIXIÈME PARTIE

LES FERMENTATIONS

Fermentations bactériennes et fongiques. 1249

CHAPITRE PREMIER. — Fermentations bactériennes

Fermentation lactique. . . . 1251
Fermentation butyrique. . . 1255
Fermentation ammoniacale . 1258
Fermentation putride et sulfhydrique 1260
Fermentation acétique. . . . 1263
Fermentation nitreuse et nitrique. 1266
Fermentations terrestres. . . 1273

CHAPITRE II. — Fermentations fongiques

Fermentation alcoolique. . . 1275
Morphologie des Levures . . 1275
Culture des Levures. 1278
Aliments ; modes de vie. . . 1280
Produits de la fermentation. 1283
Boissons fermentées. 1285
Généralités du phénomène de la fermentation alcoolique. 1286

CONCLUSION. — Caractères généraux des végétaux

Structure du corps 1288
Nutrition 1292
Mouvement et irritabilité . . 1294
Reproduction, développement. 1296
Conclusion générale. 1303

INDEX ALPHABÉTIQUE

A

Absorbant (tissu) 189
Absorption 512
Accombant (cotylédon) . . . 938
Accroissement. 395
Acétique (fermentation) . . . 1263
Acides organiques. 143
Acrocarpes (Mousses) 1080
Acrogamie 877
Actinomorphe. 772
Action réflexe. 756
Adragante (mucilage) 137
Aérobie. 1281
Æthalium. 40
Age des arbres 347
Albumen 874, 923, 938
Albumine 87
Albuminoïdes. 87, 597
Alcaloïdes. 99
Alcool. 1283
Alcoolique (fermentation) . . 1275
Aleurone 80
Algues 1100
Aliment. 45, 476
Amande de la graine 937
Amiboïde (mouvement) . . . 718
Amides 96
Amidon 105, 587, 593, 975
Ammoniacale (fermentation). 1258
Ammonisation. 1273
Amygdaline. 124
Amylase 89
Amylobacter (Bacille). 22, 27, 1255
Amylodextrine 109
Amyloïde. 116, 1140
Amyloleucites. 80
Amyloplastes 80
Amylose 109
Anaérobie (vie) 1281
Androcée 796
Anémophiles (plantes). . . . 890
Anesthésiques 581, 755
Angioptéride. . . . 150, 234, 1043
Anisotropie 449
Anomalies de la tige 354
Anthéridie 1037
Anthérozoïde 1037
Anticlines (cellules) 868
Antidrome 779
Apocarpé (fruit). 992
Apogamie. 1116, 1153
Akène 996
Arabine 131
Arabinosazone. 120
Arabinose. 104, 131
Arabique (acide). 131
Archégone 880, 1037
Arille. 935
Arillode. 936
Arrow-root 500
Ascidiées (feuilles). 566
Ascomycètes 1181
Asparagine 96
Aspergille 143, 152, 1185
Asque. 1182
Assimilation 36, 567
Association 167, 659
Assolement 523
Atténuation des virus 1224
Aubier 349
Autoclave. 1203
Autoïques (Urédinées). . . . 1178
Azolle. 1047
Azote (assimilation de l') . . 601
Azygospore 1116, 1153

B

Bactériacées. 1196
Bactériopurpurine. 72, 577
Bactéroïdes 602, 711
Baregine. 1261

Basidiomycètes 1161
Basigamie 877
Baumes. 153
Beggiate 163, 1261
Benzoïque (acide) 153
Beurres. 140
Black-rot 685
Bois 236, 268, 346
Bouillon de culture 1218
Bourgeons. 253, 255, 291, 307, 1024
Bouturage. 227, 466
Brunissure 687
Bryophytes 1071
Bryopse. 12
Bulbes 310
Bulbilles 311
Bulbochète 1130
Butyrique (fermentation). . . 1255

C

Caïeux 311
Cal. 204
Calcification. 31
Callose 22
Canaux sécréteurs. 195
Capsules 997
Caractères anatomiques. . . 368
Carie. 1179
Carnivores (plantes). 506
Carotine 64
Carpelle 812
Caryopse 997
Caryokinèse. 47
Caséine 87
Caulerpe. 12, 53
Cellule 13, 401
Cellulose 21, 128
Centrosome 15
Cérasine 131
Cérification 29
Chalazodie. 913
Chaleur végétale 38, 638
Champignons 1137
Charbon. 1179, 1234
Chlamydospores. 1152
Chloroleucites. 16, 59, 975
Chlorophyllane 64, 66
Chlorophylle 64
Chromate 163, 1263
Chromatine 15
Chromocristallites. 71
Chromogènes (Bactériacées) . 1209
Chromoleucites. 16, 68, 70
Chromoplastides. 16
Chromosomes 48, 849
Chute des feuilles. . . . 298, 366
Cicatrisation. 367, 470
Ciliaire (mouvement). . . 720, 726
Cinnamique (acide) 153
Circulation des sèves 528
Cire. 30
Citrique (acide) 151
Cléistogames (fleurs) 888
Climacorhizes 247
Clinostat 444
Clostéric 157
Cœur du bois. 349
Coiffe. 227
Coléochète. 54, 1119
Coléorhize. 972
Collenchyme 181
Collet. 273
Colorants (absorption des). . 524
Columelle 1088, 1149
Communications protoplasmiques 34
Composé (fruit) 993
Conclusions. 1288
Concrescence de racines. . . 230
Conducteur (tissu). 832
Conglutine 82
Conidies 1143
Conidiophore 1157
Coniférine. 125
Conjuguées 1141
Connectif. 797
Contractilité générale 724
Coralline 31, 1133
Corps gras 138
Corpuscule (archégone) . . . 880
Couronne 786
Criblé (tissu) 202
Cristalloïde 81, 85
Croissance 395
Cryptogames 5, 1019
Culture des Bactériacées. . . 1217
Culture des Levures. 1278
Cupule 771
Cuticule. 27
Cutine 27
Cutineux (tissu). 173
Cutinisation. 26
Cyanophycées. 1099
Cynorrhodon 1006
Cystocarpe 1135
Cystolithe. 31
Cytoplasme 14
Cyme 257, 778

D

Déchets. 37
Déhiscence des étamines. 807, 853

Déhiscence des fruits. . 1000, 1011
Dénitrification. 1272
Dénutrition 37
Dermatoplasme 402
Dermatosomes 402
Désassimilation 37
Descendance 56
Développement . . 2, 41, 917, 988
Dextrine. 110, 981
Dextrose 121
Diagramme 841
Dialyse 517
Dialystémone 802
Diastases 88
Diastasigènes (principes) . . . 511
Diatomées 32, 33, 69
Dichogamie 889
Dichotomie 225, 261
Didymium 40
Didyname. 801
Différenciation. 42
Diffusion 513, 518
Digestion. . . . 113, 476, 926, 978
Diodange 1032
Diode 5, 761, 1031
Diodocarpe 1045
Diodogène (tronçon) . . . 7, 1070
Diodogone. 9, 1084, 1188
Dioïque 769
Dionée 508
Diphtérie 1244
Diplostémone 800
Diplostique 249
Disaccharides 103
Discomycètes 1184
Disques floraux 562, 771
Dissociation 51, 167, 714
Divergence 303
Doublement des fleurs. . . . 839
Droséra (Rossolis) 507
Drupe. 1004
Druse. 146

E

Ecidiolispores 1176
Ecidiospores. 1177
Eléide. 139
Elodée 38, 39, 62, 229, 582
Embryon 918, 945
Emulsine 93
Endoderme 180, 234, 266
Endosperme. 866, 874, 938
Energie végétale. 37
Engrais agricoles 489
Ensemencement. 1220
Ensilage. 957
Entomophiles (plantes) . . . 890
Epaississement . . . 336, 404, 419
Epanouissement de la fleur . 780
Epigée (germination) . . 276, 970
Epigyne. 823
Epinastie 425, 828
Equisétinées. 1050
Ergot du Seigle . . 119, 1139, 1190
Erythroleucites 1132
Erythrophylle 64, 65
Essences 153
Etamine. 796
Evolution 41
Etioline 65
Excrétion. . . . 37, 127, 505, 651
Exoderme. 266
Exogènes (racines). 293

F

Fécondation. 907
Fermentation alcoolique. 635, 1275
Fermentations bactériennes . 1251
Ferments 1209, 1249
Fibres. 209
Filicinées 1021
Flacherie 691
Fleur 763
Floridées. 69, 86, 105, 110, 1098, 1132
Follicule 1001
Foliaires (faisceaux) 278
Fonctions de nutrition. . 473, 657
Fongine. 128
Fonte cellulaire 199
Forçage. 782
Formations secondaires . . . 336
Formique (acide) 151
Fougères 1021
Fructose (lévulose) 121
Fruit. 992, 1007
Fucus 69, 135, 183, 1117

G

Gaine 296
Gainule 1086
Galactane 120
Galactose 121
Gallique (acide). 127, 143
Gamète. 4, 901
Gamostémone.. 802
Gélatine nutritive 1219
Gélification 29
Gélifié (tissu). 182

Gélose nutritive 1219
Génération spontanée 55
Génératrices (assises) 337
Géotactisme 429, 752
Géotropisme. 429, 433
Germination de la graine . . 958
Germination du pollen . . 862, 896
Gliadine. 82
Globoïdes 81
Glucosazone. 120
Glucose 103, 121
Glucosides. 124
Glutamine. 99
Gluten. 82
Gluténine 82
Glycogène. 119
Gousse 1001
Graine 917
Grappe. 257, 773
Gras (acides). 142, 982
Greffe 468
Gummique (acide). 131
Gunnère. 285
Gynécée. 812

H

Hélicoïde (cyme). 259, 779
Héliotropisme 441
Hépatiques 1091
Hérédité. 42
Hernie du Chou. 687
Hétérogamie 760, 1108
Hétéroïques (Urédinées) . . . 1178
Hétérostylées (plantes). . . . 891
Hévée. 201
Histogène. 241
Histologie. 1
Homéogamie 877
Homodromie 779
Houx 174
Huiles grasses. 139
Humidité (influence de l') . . 455
Hyaloplasme 14
Hydatodes. 188
Hydrates de carbone. 103
Hydrocellulose. 128
Hydrodicte 1120
Hydroleucites 17, 83
Hydroptéridées 1044
Hydrotropiques (courbures) . 457
Hyménе. 1166
Hyménéa 156
Hyperplasie. 697
Hypertrophie 688, 695
Hypogée (germination). . 276, 970
Hypogyne. 822
Hyponastie 425, 828

I

Inadaptivité 373, 379
Imbibition 399, 746
Immunité 1231
Incombant (cotylédon). . . . 938
Indusie 1032
Infère (ovaire). 822
Inflorescences 772
Influence du milieu 373
Initiales. 241, 287
Innucellées 881
Inosite 104, 124
Inovulées 881
Inulase 119
Inuline 117
Intercalaire (croissance) . . . 417
Intramoléculaire (respiration). 632
648
Invertine 90
Irritabilité 41, 749
Isodiodées (plantes) . . 1044, 1067
Isoëte. 236, 1065
Isogamie. 760, 1107
Isostémone 800
Isostique 249, 1022
Isotropie 449

J

Jéricho (rose de). 747

K

Kéfir (Levure de) 91, 712
Kinoplasme 49
Koumiss. 713
Kyste 1152

L

Lactase 91
Lactique (fermentation) . . . 1251
Lactose 123
Lacuneux (tissu). 172, 325
Laminaire. 124, 1104
Latente (vie). 45
Latex 200
Laticifères (tubes) 200
Laurine 141
Lécithine 87
Légumine 87
Lenticelles 342

Leucine 98, 979
Leucite 16, 79
Lévuline 119, 501
Lévulose 121
Levure . . . 91, 119, 121, 122, 1275
Liber. 238, 269, 350
Lichens. 699, 1185
Liège. 28, 178, 340
Lignification 29
Limbe. 294, 320
Linine 15
Liorhize. 247
Locomotion. 40, 717
Lycopodinées 1059
Lysigène 199

M

Macération 28
Mâcle. 146
Maladies des plantes. 672
Malique (acide) 149
Maltose 113, 123, 981
Manioc 502
Mannite. 104, 123
Marattiacées. 1043
Marcottage 227, 468
Margarine. 141
Marsilie. 1046
Matras de culture. 1220
Maturité de la graine 960
Mélézitose. 124
Membrane. 13, 21
Membres 3, 221
Méristèle 317, 327
Méristème. 170, 338
Méristémone 801
Métabiotiques (fermentations). 713
Métabolique (mouvement) . . 727
Métacellulose 128
Métagummique (acide) . . . 132
Métamorphoses florales . . . 834
Métapectique (acide). 131
Microsomes 14
Microspectre 576
Microtome 1
Mildew 683
Milieux de culture. 1217
Minéralisation. 31
Môle 680
Monacrorhizes. 246
Monoblépharidées. . . . 721, 1161
Monocarpiques (plantes) . . 263
Monocotylédones (tige des) . 283
Monoïque. 769
Monosaccharides 103
Morphologie. 1
Mousses. 1072
Mouvement. 38, 715
Mucilages. 134
Mucorinées 1146
Multiple (fruit) 992
Multiplication végétative. . . 465
Muscinées. 1071
Mycélium 1137
Mycorhizes 709
Myronate de potassium . . . 95
Myrosine 93
Myxamibe. 51, 720
Myxomycètes 40, 51, 158, 168, 718, 1145

N

Nectaire et nectar. 562
Nervation. 296
Nitrates (assimilation des). . 595
Nitreuse (fermentation) . . . 1270
Nitrique (fermentation) . . . 1266
Nitratation 1267
Nitrobactéries. 1267
Nitrosation 1267
Nodosités à Bactéroïdes des Légumineuses. . . . , 602, 710
Nœuds (structure des). . . . 353
Nostoc 29, 69, 183
Nostocacées. 1110, 1215
Notorhizé (embryon). 938
Noyau. 15, 43, 871, 898
Nucelle 824, 866
Nucléole. 15
Nutation 422
Nutrition. 36, 473
Nyctitropique (mouvement) . 732

O

Ochréa 302
Œdogone. 1128
Œuf. . . 4, 5, 759, 887, 1039, 1108
Oïdium 672
Oléine. 141
Oléorésines 156
Onglet. 785
Oogone. . . 1118, 1126, 1130, 1157
Oomycètes 1146
Oosphère 870, 879
Opercule 1086
Ophioglossées 1040
Organe 3
Orientation de la fleur. . . . 784
Orthotropie 437
Osazone. 120

Oscillaire 69, 725
Osmomètre 400, 517
Ostiole 184
Ovaire 829
Ovule 824, 865
Oxalate de calcium 34, 144
Oxalique (acide). 143
Oxygène. 162, 568

P

Pachyte. 344
Paramylon 116
Paraphyse 1081, 1182
Parasitisme 661
Parenchymes 169, 171
Passage des faisceaux 276
Pathogènes (Bactériacées) . . 1223
Pectine 130
Pectiques (principes) . . . 21, 129
Pectose 129
Pédiastre. 51, 167
Pédicelle 793
Pénicille. 1185
Pentose. 104
Pepsine. 92
Peptone. 96
Périanthe 785
Périchèze 1080
Périderme. 339
Péridesme 320, 327
Périgone 1080
Périgyne 823
Périmédullaire (zone). . . 269, 291
Périplasme. 1126, 1158
Périsperme 928
Périsporiacées. 1185
Péristome. 1088
Périthèce. 703, 1182
Péronosporées. 1155
Pétales 765
Pétiole. 296, 317
Phagocytose. 1233
Phanérogames. 4
Phénolphtaléine. 142
Phéophycées 1099
Phloème 238
Phlorétine. 125
Phlorhidzine 124
Phloroglucine 29, 104, 125
Photomètre (plante comme) . 445
Phototactisme 440, 751
Phototropisme. 440
Phyllocyanine. 66
Phyllotaxie 302
Phylloxanthine 66
Phytodème 472
Phytologie 1
Phyton 334
Pigments 69, 72
Pilulaire 1046
Pistil 812
Placentation. 813, 816
Plagiotropie. 437
Plantes alpines 388
Plantes arctiques 392
Plasomes 402
Plasmolyse 406
Plasticité 373
Plastides 16, 79
Pleurocarpes (Mousses) . . . 1080
Pleurorhizé (embryon). . . . 938
Pollen 809, 848, 856
Pollinisation. 887
Polyandrie 800
Polycarpique (plante) 263
Polyembryonie 912
Polymorphisme. 312, 1211
Polysaccharides. 104
Polystémone 801
Ponctuations 13, 215
Populine 124
Porodie. 916
Pourridié 676
Préfloraison. 791
Préfoliation 309
Prêle 1050
Pression (influence de la) 452, 623
Probaside 1169, 1174
Procambium 271, 291
Produits azotés 59
Produits ternaires 103
Promycèle 1175
Propagules 1074, 1091
Protandrie 889
Protéique (assise) . . 928, 945, 984
Prothalle 1036
Protochlorophylle 79
Protogynie. 889
Protonème 1089
Protoplasme 14, 19, 598
Provignage 468
Provin 468
Ptéridophytes 1019
Putride (fermentation). . . . 1260
Pyrénoïde. 1113
Pyrénomycètes 1190
Pyxide 999

Q

Quercite 104

R

Racine 222

Radiation 44, 439, 57
Radicelles (origine des) 247
Rage 1239
Raphides 146
Réceptacle 770
Renflement moteur 728
Rénovation 46, 1110
Répartition des fonctions . . 657
Reproduction 757
Réserves nutritives. . . . 497, 949
Résines. 156
Respiration 610, 956, 977
Respiration de la racine . . . 626
Réviviscentes (plantes). . . . 747
Rhizelle. 275
Rhizocarpées 1045
Rhizoïdes. 7, 1072
Rhizome 254
Rhytidome 343
Rose de Jéricho 45, 747
Rossolis 93, 190, 507
Rouille. 681, 1172
Rouissage 22, 212
Ruptile (capsule) 999

S

Sac pollinique. 798, 805
Saccharose. 103, 122
Sagittaire. 384
Salep. 231
Salvinie. 1045
Samare. 997
Saponase. 92, 142
Saprolégnées. 1160
Scalariforme (vaisseau) . . . 216
Schizogène. 197
Schizostélie. . . . 286, 1043, 1053
Schulze (réactif de) 28
Sclérenchyme 209
Scléreux (tissu) 180
Sclérite 213
Sclérote. 1139
Scorpioïde (cyme) 258, 779
Sécréteur (tissu). 190
Sécrétion 650
Sélaginelle 236, 1062
Sels ammoniacaux (assimilation des) 595
Sels minéraux. 157
Sensitive 733, 741
Sépales. 765
Sérothérapie 1245
Sève élaborée. 539
Sève montante 528
Sexué (tronçon) ou oophyte. 7, 1299
Silicification. 32
Silique 1002
Sinalbine 95
Sinigrine. 95, 124
Siphonées. 53, 1102
Siphonogame 1097
Soie 1086
Sol végétal 486
Solution nutritive 479
Sore 1032, 1046, 1173
Soufre 162
Spectre de la chlorophylle. . 67
Sphacélie 1191
Sphères directrices . 16, 47, 49, 872
Spirogyre. 18, 47, 49, 54, 59, 73, 148, 1111
Spore 5, 1107
Sporidie. 1175, 1179
Staminode 799
Stéarine 141
Stèle. 233, 265, 1025
Stéréome 239
Stérigmatocyste 1186
Stérilisation. 1203, 1255
Stipules. 301, 333
Stomates. . 184, 321, 385, 549, 558
Strome. 1137
Strophiole. 937
Structure du corps. 11
Structure primaire . 231, 264, 316
Structure secondaire 336
Subéreux (tissu). 178
Subérification. 28
Subérine. 28
Suc cellulaire 16
Succinique (acide). 150
Suçoirs 666, 675
Sucrase (invertine) 90
Sucres 120
Sudation. 558
Sulfhydrique (fermentation). 1261
Sulfobactéries. 162, 1261
Sulfuraires 1261
Supère (ovaire) 822
Suspenseur. 919
Symbiose 659, 699
Sympode 258
Syncarpé (fruit). 992

T

Tanin. 125
Tannique (acide) 125
Tapioca. 502
Tartrique (acide) 150
Taxonomie 2
Technique 1
Tégument. 933, 943

Téleutospores 1173
Tension 398, 410
Térébenthine 156
Terrestres (fermentations) . . 1273
Tétradyname 801
Thalle. 9, 1100, 1137
Thallophytes 9, 1098
Théorie de l'assimilation. . . 590
Thermotropique (courbure). . 451
Thiobactéries 1261
Thiogène (fermentation). . . 1261
Thylle 219
Tige. 252
Tissus. 165
Tissu conducteur du style . . 832
Tonoplaste 17
Torsion. 422
Toxines. 1223
Tradescantia 18, 38, 47
Transpiration 545
Tréhalose 123
Triacrorhize. 246
Tripoli 33
Trypsine 92
Tuberculose de l'Olivier . . . 690
Tumeur du Pin 689
Turgescence. 397
Tyrosine 98, 980

U

Udotée. 12, 53
Urédinées. 1171
Urédospores. 1172
Ustilaginées. 1179
Utriculaire 509

V

Vaccin . . . 1224, 1236, 1241, 1245
Vacuoles 16
Vallisnérie 38, 895
Valonie. 53
Vaniline 125
Varec. 1117
Vasculaire (tissu) 213
Vauchérie. 53, 1122
Vermiculaire (maladie) . . . 692
Verrucosités foliaires 365
Verticillées (feuilles). 305
Vie asphyxique 633, 648
Voile radiculaire 233
Voile des Levures et des Bactéries 1197, 1264, 1280
Vrilles 458

X

Xanthine 981
Xanthophylle 64
Xylème. 236
Xylose 104

Z

Zoïdiogame. 1097
Zoochlorelle 60, 708
Zoodiodange. 1109, 1159
Zoospore. 5, 753, 1111
Zygomorphe. 772
Zygote 1114, 1152

ÉVREUX, IMPRIMERIE DE CHARLES HÉRISSEY

QK
641
B4

Belzung, Ernest Ferdinand
Anatomie et physiologie
végétales

Forestry

PLEASE DO NOT REMOVE
CARDS OR SLIPS FROM THIS POCKET

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

[99283]

UTL AT DOWNSVIEW
D RANGE BAY SHLF POS ITEM C
39 11 01 13 06 003 4